VISIT…

LANZAROTE Caliente.COM

Высшее профессиональное образование

БОТАНИКА

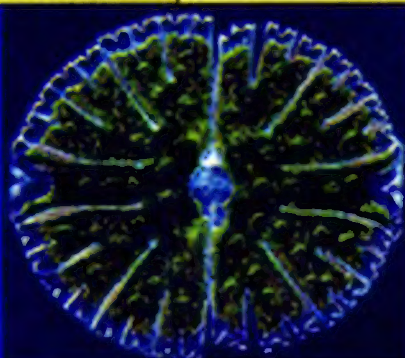
В четырех томах

Том 2

Г. А. Белякова
Ю. Т. Дьяков
К. Л. Тарасов

ВОДОРОСЛИ И ГРИБЫ

Учебник



Естественные науки

ACADEMA

ВЫСШЕЕ ПРОФЕССИОНАЛЬНОЕ ОБРАЗОВАНИЕ

БОТАНИКА

В ЧЕТЫРЕХ ТОМАХ

ТОМ 2

Г. А. БЕЛЯКОВА, Ю. Т. ДЬЯКОВ, К. Л. ТАРАСОВ

ВОДОРОСЛИ И ГРИБЫ

Допущено
Учебно-методическим советом по биологии
Учебно-методического объединения
по классическому университетскому образованию
в качестве учебника для студентов, обучающихся
по направлению подготовки бакалавров,
специалистов и магистров 020200 «Биология»



Москва
Издательский центр «Академия»
2006

УДК 58(075.8)
ББК 28.5я73
Б448

Рецензенты:
д-р биол. наук, главный научный сотрудник лаборатории систематики и географии грибов Ботанического института РАН *И.В.Каратыгин*;
д-р биол. наук, зав. лабораторией альгологии Ботанического института РАН проф. *К.Л.Виноградова*

Белякова Г.А.
Б448 Ботаника : в 4 т. Т. 2. Водоросли и грибы : учебник для студ. высш. учеб. заведений / Г.А.Белякова, Ю.Т.Дьяков, К.Л.Тарасов. — М. : Издательский центр «Академия», 2006. — 320 с.
ISBN-5-7695-2750-1 (т. 2)
ISBN-5-7695-2730-7

Учебник «Ботаника» включает новейшие данные в области систематики, морфологии, анатомии и ультраструктуры, физиологии и экологии растительноподобных организмов (водорослей, грибов, миксомице тов, сосудистых растений).

Во втором томе учебника описаны таксоны, относящиеся к трем независимо возникшим группам организмов: Cercozoa — хлорарахниофитовые водоросли и плазмодиофоровые миксомицеты; Chromalveolata (Chromista, Heteroconta) — динофитовые, криптофитовые, гаптофитовые, охрофитовые водоросли, оомицетные грибы, сетчатые миксомицеты; Plantae — глаукоцистофитовые, красные и зеленые водоросли.

Для студентов биологических специальностей высших учебных заведений. Может быть полезен аспирантам и преподавателям педагогических, медицинских, лесотехнических и аграрных вузов.

УДК 58(075.8)
ББК 28.5я73

Оригинал-макет данного издания является собственностью Издательского центра «Академия», и его воспроизведение любым способом без согласия правообладателя запрещается

ISBN-5-7695-2750-1 (т. 2)
ISBN-5-7695-2730-7

© Белякова Г.А., Дьяков Ю.Т., Тарасов К.Л., 2006
© Образовательно-издательский центр «Академия», 2006
© Оформление. Издательский центр «Академия», 2006

ПРЕДИСЛОВИЕ

Во втором томе «Водоросли и грибы» учебника «Ботаника» авторы объединили организмы, относящиеся к трем далеко отстоящим друг от друга в системе группам (империям), не по эколого-трофическим свойствам (отдельно фотосинтезирующие организмы — водоросли и отдельно нефотосинтезирующие организмы — грибы, миксомицеты), а по филогенетическим связям между ними.

1. Империя Rhizaria включает царство Cercozoa с отделами Chlorarachniophyta и Plasmodiophoromycota.

2. Империя Chromalveolata разделена на царства Alveolates (с отделами Dinophyta и Apicomplexa), Cryptophytes (с единственным отделом Cryptophyta), Haptophytes (с единственным отделом Prymnesiophyta) и царство Straminopilae, включающее как фотосинтезирующие (отдел Ochrophyta — классы золотистых, диатомовых, бурых и других водорослей), так и нефотосинтезирующие (отделы Oomycota и Labyrinthulomycota) организмы.

3. Империя Plantae включает царства Glaucophytes, Rhodophytes и Viridiplantae с отделами Chlorophyta и Charophyta (последние можно объединить с высшими растениями в общий отдел Streptophyta).

В конце книги рассматриваются харовые водоросли как предки наземных растений, что логично подводит студентов к изучению материала третьего тома учебника о высших растениях.

ИМПЕРИЯ РИЗАРИА — RHIZARIA

Империя ризариа — очень разнообразная в морфологическом, экологическом и генетическом отношении группа, объединяющая фототрофных и гетеротрофных флагеллат, амёбофлагеллат и амёб. Название отражает наличие у большинства организмов этой группы корнеобразных филозных и ретикулярных псевдоподий и/или аксоподий. Империя была выделена Т. Кавалье-Смитом (T. Cavalier-Smith, 2002) только по молекулярным данным, причем связи между большинством ее представителей не ясны. В эту группу входит царство церкозоа (другие царства — фораминиферы, радиолярии и др. здесь не рассматриваются).

ЦАРСТВО ЦЕРКОЗОА — CERCOZOA

К царству церкозоа относятся хлорарахниофитовые водоросли, фитомиксины (плазмодиофоровые слизевики, которых ранее связывали с грибами или миксогастровыми слизевиками), гаплоспоридии, тауматомонады (ранее связывали с гетероконтами), церкомонады (ранее связывали с бодонидами), эвглифиды (рис. 211). Возможно, в это царство входят и фораминиферы, хотя существует и другая точка зрения, что группы церкозоа и фораминиферы сестринские. Из общих ультраструктурных особенностей их представители имеют трубчатые кристы в митохондриях и ретикулярные (в виде сети) псевдоподии.

Отдел хлорарахниофитовые водоросли (хлорарахниофиты) — Chlorarachniophyta

Отдел назван по типовому роду *Chlorarachnion* (от греч. *chloros* — зеленый, *arachnos* — паутина).

Общая характеристика

1. Флагеллаты или амебоиды с филозными псевдоподиями. *Chlorarachnion* формирует мероплазмодий (рис. 212, *А*).

2. Жгутиковые стадии имеют один гладкий жгутик, заворачивающийся по спирали вокруг клетки при плавании (рис. 212, *Б*).

3. Хлоропласты содержат хлорофиллы *a* и *b*. Природа каротиноидов не известна.

4. Хлоропласты окружены 4 мембранами: 2 собственные мембраны хлоропласта, 2 мембраны хлоропластной эндоплазматической сети (вторая и третья мембраны могут сливаться на определенном протяжении). Ламеллы состоят из 1—3 тилакоидов. Опоясывающая ламелла отсутствует.

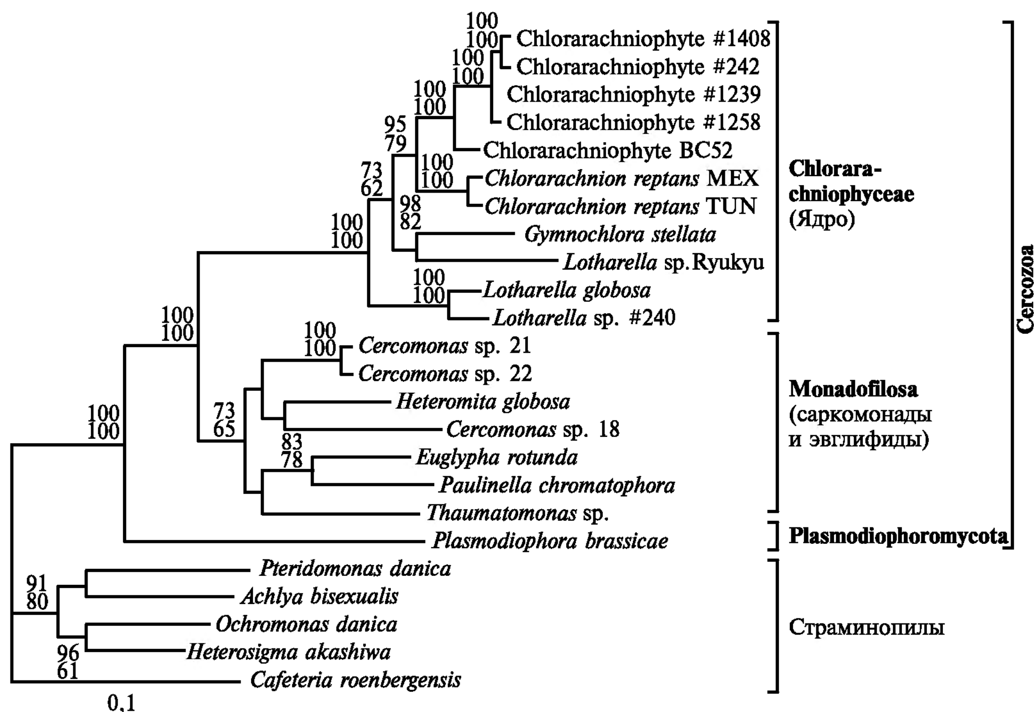


Рис. 211. Дерево, построенное на сравнении последовательностей ядерных генов SSU rDNA некоторых Cercozoa и Heteroconta (K. Ishida et al., 1999)

5. В перипластидном пространстве (между второй и третьей мембраной хлоропласта) находится нуклеоморфа. Она окружена оболочкой, состоящей из двух мембран с порами, содержит ДНК и ядрышкоподобную структуру, эукариотные рибосомы, 3 мелкие хромосомы. Нуклеоморфа интерпретируется как редуцированное ядро эндосимбиотического эукариота.

6. Хлоропласты с грушевидными пиреноидами (рис. 212), в которые не заходят тилакоиды.

7. Запасной продукт — β-1-3-глюкан (возможно, парамилон). Откладывается вне хлоропласта в цитоплазматических везикулах.

8. Митохондриальные кристы — трубчатые (см. рис. 22, т. 1).

9. Имеются трихоцисты.

10. Размножаются простым делением пополам или бесполым путем с помощью зооспор. Для двух видов сообщается о половом размножении.

11. Обитают в морях.

Хлорарахниофитовые привлекают биологов-эволюционистов с точки зрения происхождения и эволюции хлоропластов. Эти водоросли представляют собой результат вторичного эндосимбиоза, когда нефотосинтезирующий эукариот захватил эукариотную водоросль, которая и превратилась затем в фотосинтезирующую органеллу. Подтверждением этого положения можно считать наличие у хлорарахниофитовых и криптомонад нуклеоморфы — редуцированного ядра водорослевого эндосимбионта, ставшего хлоропластом. Эти две груп-

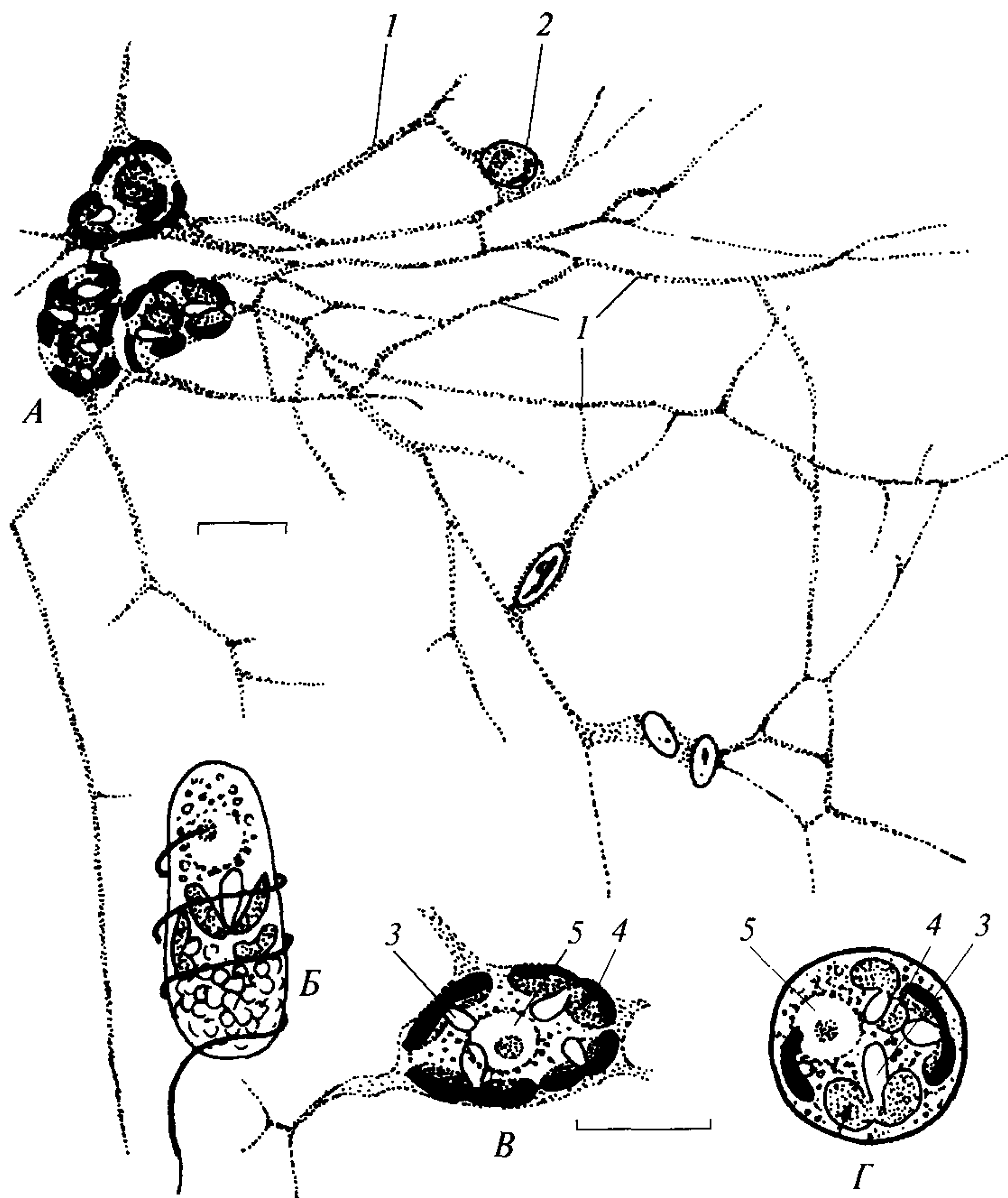


Рис. 212. *Chlorarachnion* (C.Hoek van den et al., 1995):

А — часть плазмодия с тремя клетками и филоподиями, некоторые филоподии проникают для питания в одноклеточные организмы; *Б* — зооспора со жгутиком; *В* — голая амебоидная клетка; *Г* — коккоидная клетка с клеточной стенкой; *1* — филоподия; *2* — клетка, в которую проникают филоподии для питания; *3* — пиреноид; *4* — хлоропласт; *5* — ядро

пы водорослей — ключевые для понимания того, каким образом различные группы эукариот приобретали хлоропласты.

Хлорарахниофиты — небольшая группа миксотрофных морских флагеллат и амёбофлагеллат. Отдел был описан чуть более 20 лет назад (D.J.Hibberd, R.E.Noris, 1984). Сейчас к нему относят 5 родов (*Chlorarachnion*, *Lotharella*, *Gymnochlora*, *Cryptochlora*, *Bigelowiella*) с 6 видами, а также несколько видов, пока не получивших название. Роды у хлорарахниофит отличаются по ультраструктуре пиреноидов и расположению нуклеоморфы.

Клетки хлорарахниофит голые, одноядерные, с многочисленными хлоропластами. Хлоропласты окружены 4 мембранами: две мембраны оболочки хлоропласта, третья мембрана — плазмалемма симбионта, четвертая мембрана происходит от мембраны пищеварительной вакуоли хозяина. Наружная мембрана хлоропласта не соединена с наружной мембраной ядра, и на ней отсутствуют рибосомы. *Chlorarachnion reptans* развивает филоподии, которые сливаются у рядом лежащих клеток и формируют сетчатый плазмодий

(рис. 212, *А*) — *мероплазмодий.* Он соединяет тела от нескольких и до сотен клеток. У других хлорарахниофит мероплазмодий не образуется. У *Cryptochlora perforans* клетки формируют одну или несколько филоподий и очень редко филоподии двух или трех клеток сливаются.

Нуклеоморфа. Особый интерес в строении клеток хлорарахниофит вызывает присутствие нуклеоморфы — предкового ядра эндосимбионта. Она расположена в перипластидном пространстве, в котором присутствуют еще цитоплазма эндосимбионта и эукариотные рибосомы. Нуклеоморфа имеет свой собственный геном (около 380 тыс. пар нуклеотидов) с тремя линейными хромосомами. Оба конца каждой хромосомы оканчиваются теломерами и цистронами генов рибосомальной РНК. Подсчитано, что геном нуклеоморфы кодирует около 300 белков. Эти гены расположены в геноме очень компактно, тем не менее содержат ряд очень мелких интронов. Гены, кодируемые геномом нуклеоморфы, почти все обслуживают ее саму, только некоторые из них кодируют хлоропластные белки. Большинство генов, кодирующих хлоропластные белки, в процессе симбиогенеза были перенесены из ядра эндосимбионта в ядро хозяина. Но следует заметить, что при исследовании 83 генов хлоропластных белков у *Bigelowiella natans* оказалось, что только 79 % из них принадлежали хлорофитному эндосимбионту, 21 % генов явились, по-видимому, результатом латерального переноса из различных экзогенных источников, включающих красные водоросли и водоросли с хлоропластами, полученными от красных водорослей, а также бактерий. В связи с тем, что наличие латерального переноса известно для фаготрофных эукариот, такой процесс возможен и у хлорарахниофит, для которых также характерна фаготрофия. Они могут поедать клетки других водорослей, а у них присутствуют пищеварительные вакуоли, содержащие бактерии в различной степени переваривания.

Как и все ДНК-содержащие органеллы, нуклеоморфа — автономная структура. Она делится перед делением хлоропласта путем впячивания мембран ее оболочки. Не было обнаружено никакого веретена деления, поэтому пока не ясно, каким образом три хромосомы эквивалентно расходятся в две дочерние нуклеоморфы.

Помимо хлорарахниофит, нуклеоморфа имеется у криптофитов. Несмотря на сходство в структуре и организации генома между двумя нуклеоморфами, их происхождение различное. Нуклеоморфа криптофитов происходит от эндосимбионта из красных водорослей, в то время как у хлорарахниофит от зеленых. Нуклеоморфы — прекрасный пример параллельной эволюции.

Размножение. У хлорарахниофитов встречается вегетативное (делением клетки пополам), бесполое (зооспорами) и половое (изо- и анизогамия) размножение. Жизненный цикл может включать амебоидные, коккоидные и монадные стадии. Например, у *L. amoeboformis* присутствуют все эти три стадии, в то время как у других видов одна или две стадии могут отсутствовать. Коккоидные стадии часто рассматриваются как цисты. Половое размножение указывается для видов *Ch. reptans* (сливаются амебоидная и коккоидная клетки с образованием зиготы) и *C. perforans* (сливаются две амебоидные клетки).

Хлорарахниофиты обитают в теплых (тропических и умеренных) морских водах, возможно, по всему миру. Амебоидные и коккоидные представители обнаружены в прибрежных водах, в то время как монадные формы обитают в

пикопланктоне океанических вод. Хлорарахниофиты — миксотрофы: эти фотосинтезирующие организмы способны поглощать бактерии, флагеллаты и эукариотные водоросли.

Взаимосвязи с другими организмами. Все данные, включая пигментный состав и молекулярную филогению, указывают, что эндосимбионтом, который превратился у хлорарахниофит в хлоропласт, была зеленая водоросль. Однако пока не ясно, какие конкретно зеленые водоросли стали предками для хлоропласта. Состав ксантофилловых пигментов наводит на мысль, что таким предком, возможно, была какая-то группа празинофициевых. С другой стороны, различные молекулярно-филогенетические анализы выдвигают на эту роль представителей ульвофициевых и требуксиофициевых зеленых водорослей, тем более, что большинство ульвофициевых обитает в морях, где распространены и хлорарахниофиты.

Несмотря на то что хлоропласты хлорарахниофит содержат хлорофиллы *a* и *b*, эти водоросли филогенетически обособлены от других содержащих хлорофилл *b* эукариот (эвгленовых и зеленых водорослей) и образуют независимую от них филу — Chlorarachniophyta. Cavalier-Smith (1999) выдвинул теорию, по которой хлорарахниофиты и эвгленовые произошли от общего фотосинтезирующего предка, приобретшего хлоропласт в результате вторичного эндосимбиоза от зеленой водоросли. Однако анализ последовательности ряда генов и отсутствие каких-либо наблюдаемых взаимосвязей (морфологических и молекулярных) между хлорарахниофитами и эвгленовыми позволяет считать, что эти водоросли приобретали хлоропласты отдельно (см. рис. 26, т. 1).

Что касается происхождения клетки-хозяина для хлорарахниофит, то с помощью молекулярно-филогенетического анализа (ген 18S рРНК, ряд генов, кодирующих белки) показано, что с ними тесно связана гетеротрофная амёбофлагеллатная линия, состоящая из церкомонад и эвглифид (см. рис. 211). Однако морфологические и ультраструктурные данные не показывают тесной связи клетки-хозяина с какой-либо конкретной группой организмов.

Филогенетические связи среди представителей хлорарахниофит были изучены с использованием ядерных и кодируемых нуклеоморфой генов SSU, rRNA. Деревья, построенные по результатам такого анализа, показали, что хлорарахниофиты — монофилетичная группа, хотя пока не совсем ясны взаимосвязи внутри группы (см. рис. 211).

Отдел плазмодиофоровые — Plasmodiophoromycota (Plasmodiophorida)

Общая характеристика

1. Вегетативное тело представляет собой многоядерный протопласт, ведущий паразитический образ жизни внутри клеток или гиф различных хозяев. Его иногда называют плазмодием, однако в отличие от плазмодиев настоящих слизевиков (миксогастровых) оно неспособно к амёбообразному движению и активному захвату пищи. По-видимому, у одних видов плазмодий отделен от цитоплазмы клетки-хозяина только собственной плазматической мембраной, а у других тесно прижатые друг к другу плазматические мембраны хозяина и плазмодия образуют межмембранное пространство.

2. В цикле развития этих организмов можно выделить две фазы — фазу первичного, или спорангиального, плазмодия и фазу вторичного, или спорогенного, плазмодия.

3. У некоторых видов при митотическом делении ядер наблюдается уникальная картина: ядрышко сохраняется некоторое время, удлиняется и окружается кольцом из хромосом, так что получается фигура, напоминающая крест.

4. В жизненном цикле присутствуют покоящиеся, одетые оболочкой споры (как и у настоящих слизевиков), прорастающие зооспорами.

5. Все плазмодиофоровые образуют зооспоры, имеющие на переднем конце два жгутика. Морфологически они сходны, но имеют разную длину: один значительно длиннее другого.

6. Отдел включает только один **класс — плазмодиофоровые (Plasmodiophoromycetes)**. Сюда относится свыше 30 видов (1 порядок, 1 семейство), обитающих как внутриклеточные паразиты на цветковых растениях, вызывая у них обыкновенно разрастания или опухоли пораженных участков. Виды рода *Woronina* поражают Straminopila: пресноводные водоросли (например, виды рода *Vaucheria*) и водные «плесени» (например, виды родов *Saprolegnia*, *Achlya* и *Pythium*), а также водных беспозвоночных (коловраток). Различные виды плазмодиофоровых могут быть переносчиками многих вирусов растений.

Наиболее известный и наиболее экономически важный представитель отдела — *Plasmodiophora brassicae*, возбудитель килы капусты и других крестоцветных.

На корнях капусты образуются крупные опухоли (рис. 213, *А*), вначале нормальной окраски, потом темнеющие и загнивающие. Если у здорового ра-

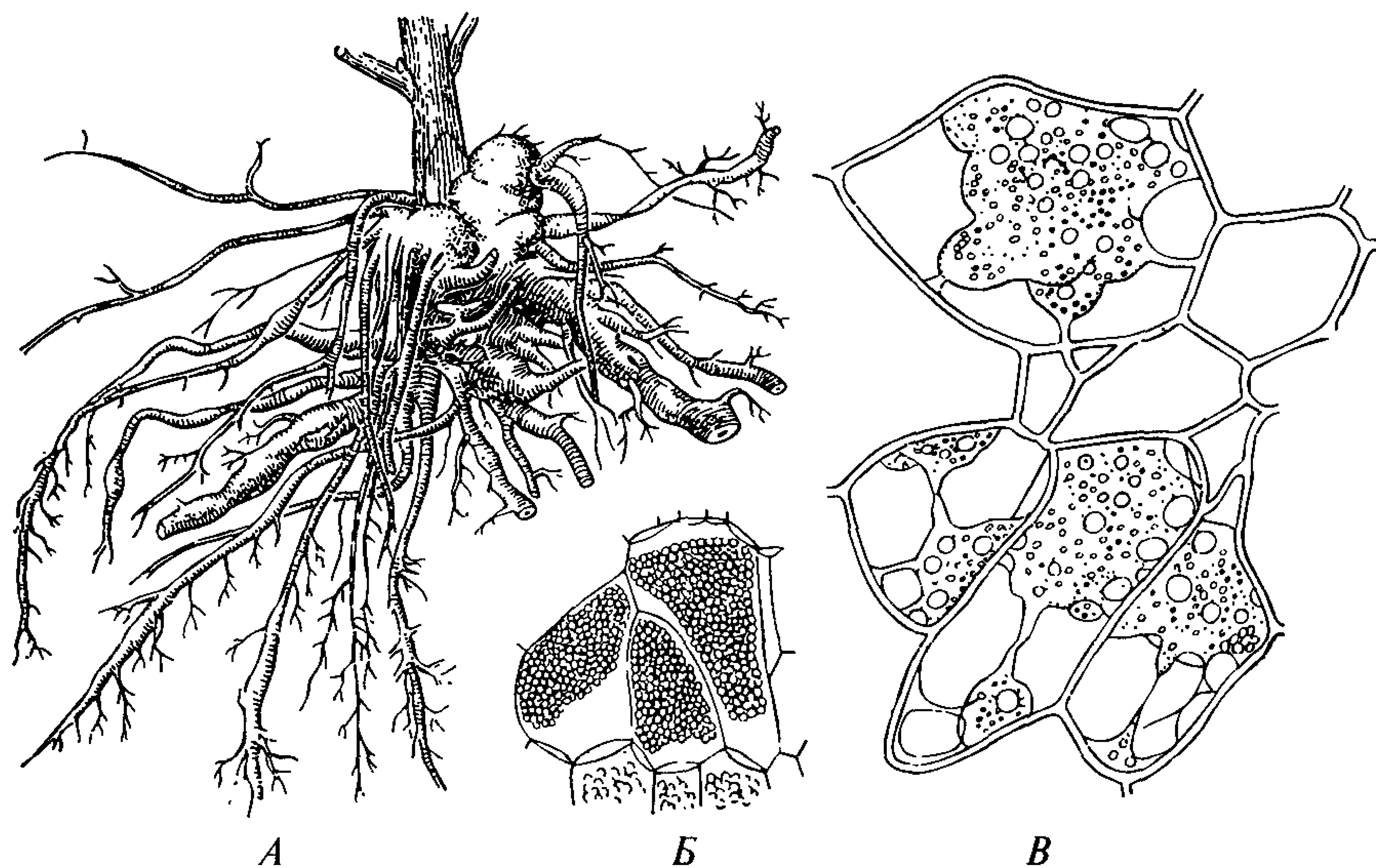


Рис. 213. *Plasmodiophora brassicae*:

А — кила на корнях капусты; *Б* — клетки корня со спорами паразита; *В* — клетки корня с плазмодием паразита

стения корневая часть составляет около $^1/_{30}$ его массы, то у заболевшего в тяжелых случаях — около $^1/_2$.

В молодой опухоли обнаруживаются темные клетки, заполненные более густым и зернистым содержимым по сравнению с нормальными клетками хозяина. На ранних стадиях развития паразита еще можно видеть, как его тело заполняет клетку не полностью, оставляя часть ее нормальной протоплазмы. Паразит вызывает гипертрофию и гиперплазию клетки. Некоторые клетки оказываются полностью заполненными возникающими из плазмодия круглыми спорами (рис. 213, *Б*, *В*). После того как пораженный корень сгнивает, споры на другой год освобождаются и прорастают каждая одной первичной зооспорой, которая достигает корневого волоска капусты (или другого соответствующего хозяина) и прикрепляется к нему. Жгутики втягиваются, и зооспора инцистируется. Внутри нее образуется удлиненная полость в виде трубки, одним концом примыкающая к месту контакта со стенкой хозяина. Внутри этой полости образуется своеобразная твердая структура — «шип», прободаю-

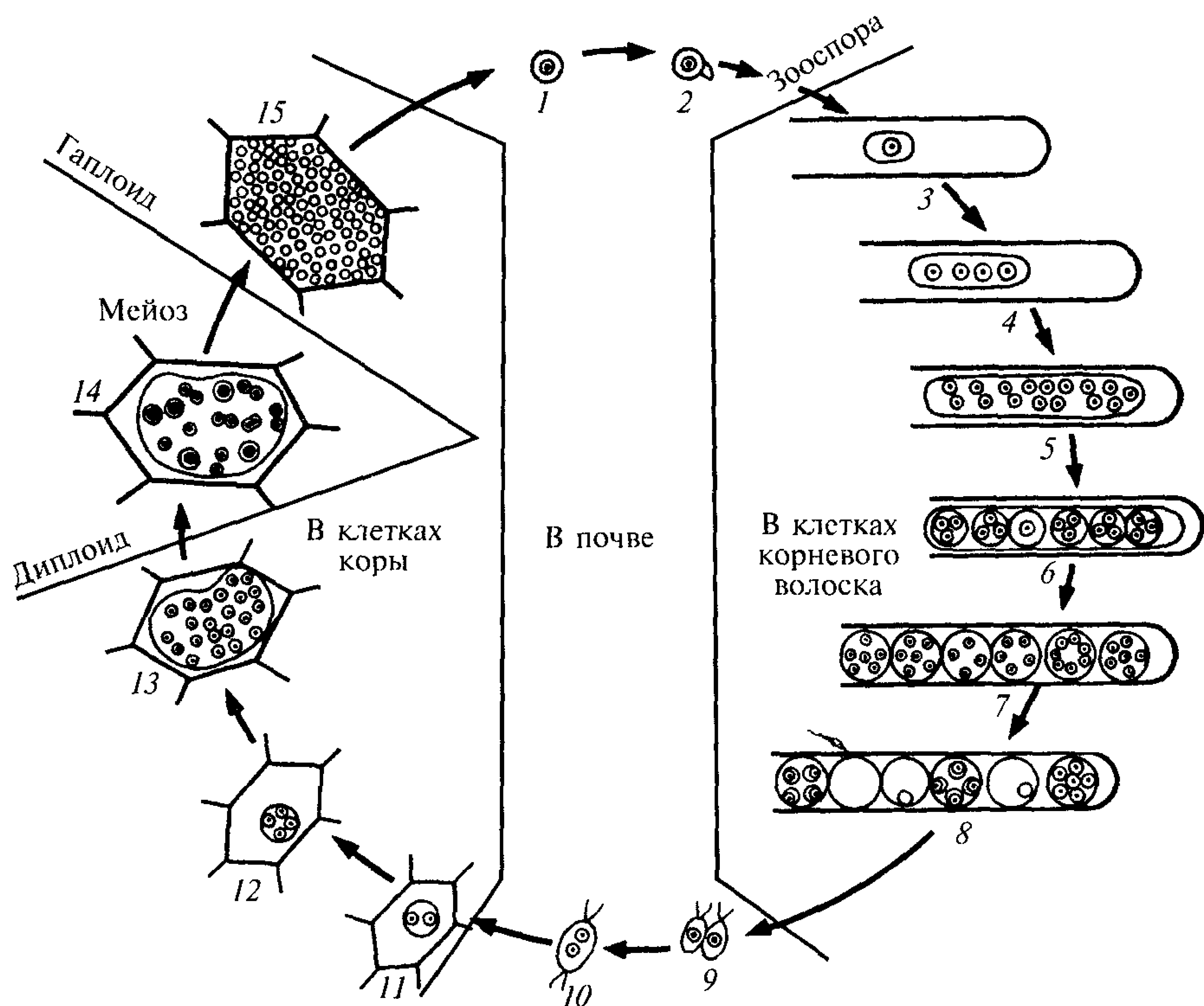


Рис. 214. Схема цикла развития *Plasmodiophora brassicae* (В. В. Мазин и Е. П. Проценко).

Первичная стадия: *1* — спора; *2* — прорастание споры; *3* — зараженный корневой волосок, содержащий одноядерный первичный плазмодий; *4* — синхронное митотическое деление ядер первичного плазмодия; *5* — многоядерный первичный плазмодий; *6* — дробление на зооспорангии; *7* — митоз ядер зооспорангиев; *8* — дробление цитоплазмы на одноядерные зооспоры, освобождающиеся через пору; *9* — свободные зооспоры; *10* — плазмогамия. *Вторичная стадия*: *11* — двуядерный вторичный плазмодий; *12* — митотическое деление ядер плазмодия; *13* — многоядерный вторичный плазмодий; *14* — кариогамия во вторичном плазмодии; *15* — дробление цитоплазмы плазмодия на гаплоидные покоящиеся споры

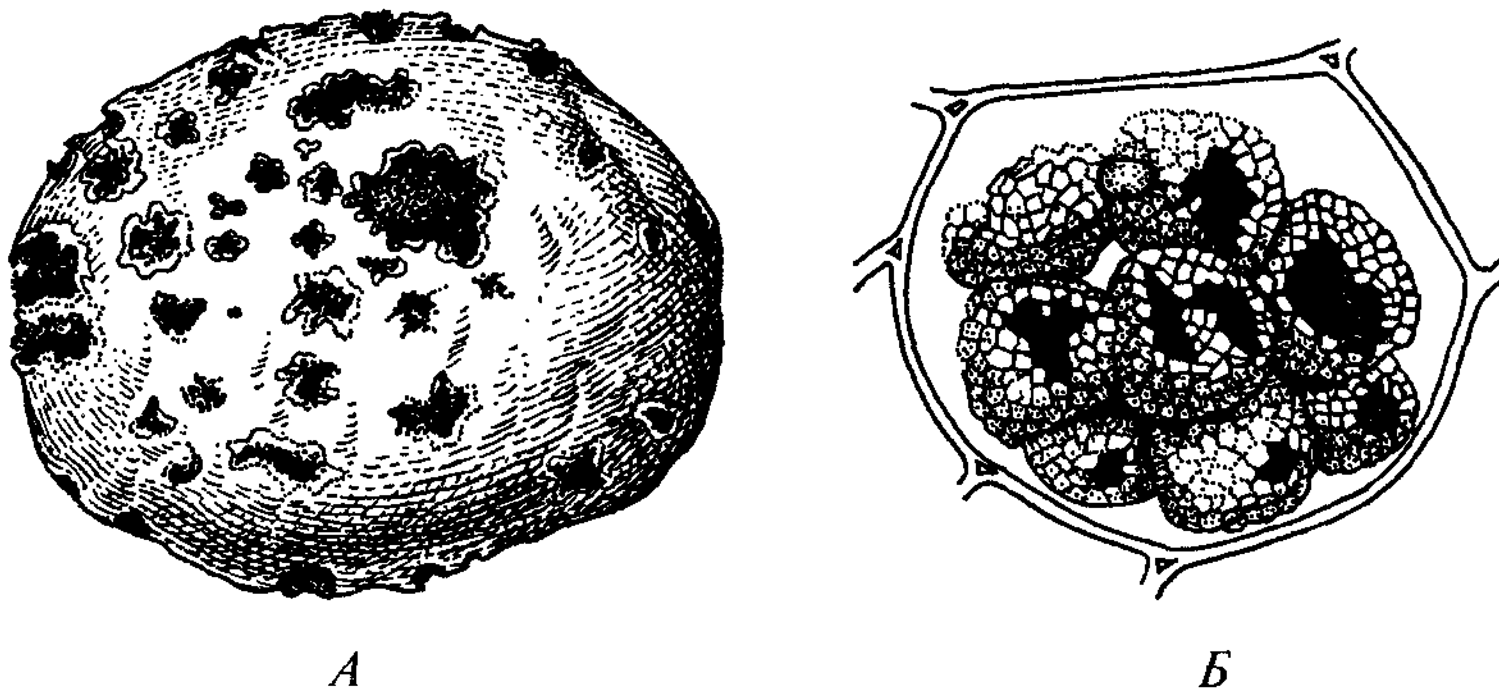


Рис. 215. *Spongospora solani*:
А — парша на клубнях картофеля; *Б* — губчатые комочки из спор в клетке клубня

щий за очень короткое время (около 1 с) стенку корневого волоска и обеспечивающий быстрое проникновение паразита внутрь хозяина. Там возникает миксамёба, превращающаяся в гаплоидный плазмодий с числом ядер до 30. Для *P. brassicae* указывалось слияние таких плазмодиев между собой. Он делится и распространяется из клетки в клетку. Позже плазмодий распадается на одноядерные куски с образованием оболочки вокруг каждого ядра. Их содержимое распадается на 4—8 частей, становящихся вторичными зооспорами или гаметами. По-видимому, они могут заражать хозяина (точно так же, как и первичные зооспоры) непосредственно или после предварительной копуляции. Таким образом, в жизненном цикле чередуются гапло- и диплофазы (рис. 214).

В более развитых опухолях вместе с данным паразитом присутствуют и бактерии, поэтому предполагается наличие симбиоза, необходимого для развития паразитического слизевика и для образования опухоли.

Заражению благоприятствует кислая реакция почвы (pH 5—6). Для борьбы с патогеном проводят известкование почвы.

Другой представитель этого класса — ***Spongospora solani*** — вызывает так называемую порошистую паршу клубней картофеля (рис. 215, *А*). Поражаются клубни, стебли, реже столоны. Вначале на клубне появляются пятна, затем возникает бугорок (закрытая пустула, позднее открывающаяся). Цикл развития этого организма сходен с циклом *Plasmodiophora brassicae*, только споры склеиваются в несколько шаровидных тел губчатого строения (рис. 215, *Б*).

ИМПЕРИЯ ХРОМАЛЬВЕОЛЯТЫ — CHROMALVEOLATA

К этой империи относят фотосинтезирующие и связанные с ними организмы с одним или более хлорофиллами c_1, c_2, c_3. Их хлоропласты произошли в результате вторичного и третичного симбиозов. К империи относятся криптофитовые и гаптофитовые водоросли, царства страминопилы и альвеоляты (см. рис. 55, т. 1).

Отдел криптофитовые водоросли (криптофиты, криптомонады) — Cryptophyta

Отдел назван по типовому роду *Cryptomonas* (от греч. *kryptos* — тайный, *monas* — особь).

Общая характеристика

1. Почти все криптофитовые — одноклеточные монады с дорсовентральным строением. Дорсальная (спинная) сторона клеток выпуклая, вентральная (брюшная) — уплощенная, с продольной бороздой. У некоторых представителей на переднем конце клетки имеется глотка.

2. Клетки на переднем конце несут два неравных по длине жгутика. Жгутики покрыты двухчастными волосками (мастигонемами) (рис. 216, *А*) и могут нести семичастные органические чешуйки (рис. 216, *Б*). В переходной зоне жгутика расположена система двойных септ.

3. Хлоропласты одеты 2 собственными мембранами и окружены 2 мембранами хлоропластной эндоплазматической сети (ХЭС) (см. рис. 24, *Б*, т. 1). Когда хлоропласт расположен рядом с ядром, наружная мембрана его ХЭС переходит в наружную мембрану ядра (рис. 216). В перипластидном пространстве отсутствует перипластидный ретикулум (перипластидная сеть). Ламеллы двух- или трехтилакоидные, опоясывающая ламелла отсутствует. Хлоропластная ДНК концентрируется в виде небольших нуклеоидов, которые рассеяны в строме хлоропласта.

4. Хлоропласт содержит хлорофиллы *a* и c_2. Зеленый цвет хлорофиллов маскируется наличием добавочных пигментов — ряда каротиноидов и фикобилипротеиновых пигментов. Фикобилипротеины локализованы внутри тилакоидов. Криптомонады в одной клетке образуют только или фикоциан, или фикоэритрин.

5. В перипластидном пространстве находится уникальная структура — *нуклеоморфа* (рис. 216, *А*), которая по своей ультраструктуре имеет сходство с эукариотным ядром. Нуклеоморфа одета двойной мембраной с порами, имеет 3 хромосомы, ядрышко и способна к саморепликации.

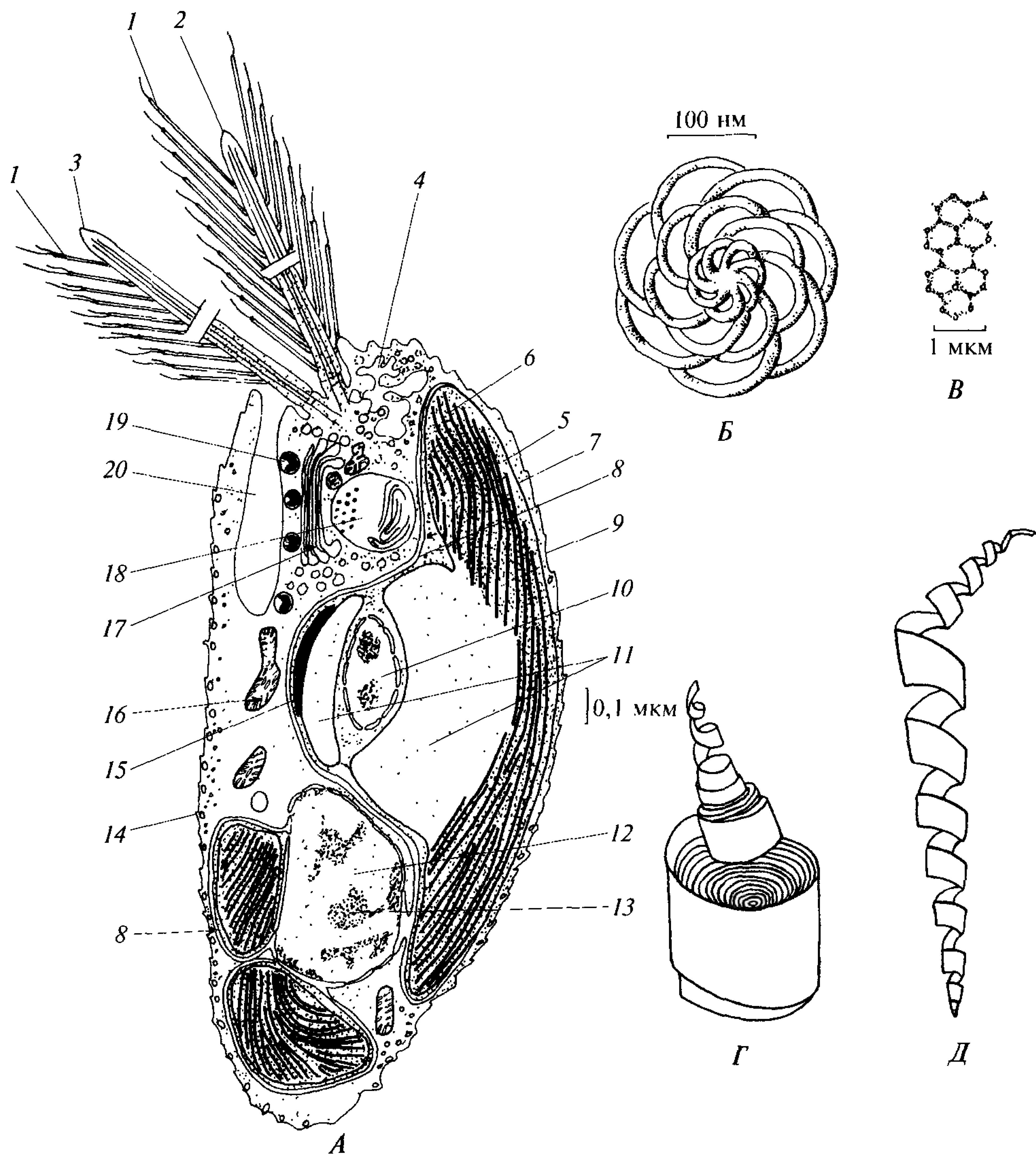


Рис. 216. Строение клетки *Cryptomonas* (C. Hoek van den et al., 1995; Н. П. Горбунова, 1991):

А — продольный разрез через клетку; *Б* — розеточная чешуйка; *В* — поверхность перипласта; *Г* — трихоциста до раскручивания; *Д* — трихоциста в процессе раскручивания; *1* — двухчастные мастигонемы; *2* — длинный жгутик; *3* — короткий жгутик; *4* — сократительная вакуоль; *5* — хлоропласт; *6* — ламелла; *7* — оболочка хлоропласта; *8* — хлоропластная эндоплазматическая сеть; *9* — спинная сторона клетки; *10* — нуклеоморфа; *11* — пиреноид; *12* — ядро; *13* — ядрышко; *14* — брюшная сторона клетки; *15* — крахмал; *16* — митохондрия; *17* — аппарат Гольджи; *18* — тельце Мопа; *19* — трихоцисты; *20* — глотка

6. Запасной продукт — крахмал, который откладывается в перипластидном пространстве (рис. 216, *А*).

7. Стигма встречается не у всех представителей.

8. В цитоплазме имеется единственная сетчатая митохондрия с пластинчатыми кристами.

9. Клетки одеты перипластом (см. рис. 14, т. 1; рис. 216, *В*). Сверху клетки могут быть дополнительно покрыты фибриллярным материалом и розеточными чешуйками.

10. В клетках присутствуют трихоцисты (рис. 216). Крупные трихоцисты расположены под плазмалеммой в области глотки, более мелкие по всей поверхности клетки.

11. Митоз открытый, без центриолей.

12. Размножение преимущественно вегетативное — делением клетки пополам.

13. Встречаются как в пресных, так и в морских водах.

Криптофиты — небольшая, но экологически и эволюционно очень важная группа. Почти все они — одноклеточные подвижные жгутиконосцы, некоторые представители способны формировать пальмеллоидную стадию. Только один род *Bjornbergiella* (выделен из почв Гавайских островов) способен к образованию простых нитчатых талломов (положение этого рода до конца не выяснено, и в ряде систем его не относят к криптофитам), оспаривается и существование коккоидных форм.

Клетки. У криптофит клетки обычно уплощенные, имеют выпуклую спинную и прямую или вогнутую брюшную стороны. Форма клеток разнообразная: яйцевидная, эллипсоидная, грушевидная, бобовидная, веретеновидная и др. Передний конец клетки более или менее скошен, от него отходит *продольная борозда*, которая не доходит до заднего конца. Наличие борозды и ее длина — признаки, которые используются для систематики на уровне рода. *Глотка* мешковидная, по ее краю располагаются трихоцисты (рис. 216, *А*). Вопрос о значении и функции глотки до сих пор не ясен. По периферии клетки также могут располагаться трихоцисты, но более мелких размеров. *Трихоцисты* (*эжектосомы*) окружены мембраной и внутри содержат 2 ленты, скрученные рулоном (цилиндры). Более крупный цилиндр состоит из намотанного по спирали лентовидного мембранного материала. Вверху он образует V-образное углубление, в котором находится второй цилиндр (рис. 216, *Г*). Эти две части, по-видимому, связаны между собой с помощью волокон. При химическом и физическом раздражении туго скрученные ленты распрямляются, разрывая мембрану эжектосомы и перипласт. Сначала выбрасывается маленький цилиндр и, покидая клетку, он вытягивает за собой ленту большого цилиндра (рис. 216, *Д*). Образуются эжектосомы в пузырьках аппарата Гольджи. Вначале цилиндры содержат несколько оборотов, но по мере роста увеличивают число оборотов.

Криптомонады очень чувствительны к изменению окружающих условий, таких, как изменения pH, осмотических условий или температуры. Они в массе отстреливают содержимое эжектосом, что приводит к быстрому разрушению клетки. С этим явлением связана значительная трудность по переводу криптомонад на лабораторные среды.

На переднем конце клетки расположены *сократительные вакуоли*, изливающие свое содержимое в глотку или борозду (см. рис. 216, *А*).

В клетках криптомонад имеются два *тельца Мопа* (см. рис. 216, *А*), функции которых не известны. Так как тельца Мопа содержат много мембран и фибрилл, они, возможно, вовлечены в процесс деструкции клеточных органелл, особенно отработанных трихоцист.

Клеточные покровы. У криптофит клеточные покровы представлены *перипластом* (см. рис. 14, т. 1), который состоит из плазмалеммы и дополнительно-

го белкового материала, расположенного над и под плазмалеммой. Внутриклеточный компонент перипласта может иметь форму чехла, как у *Chilomonas*, или состоять из пластинок (шестиугольных, как у *Cryptomonas*, или прямоугольных, как у *Chroomonas*). Белковые пластинки прикрепляются к плазмалемме с помощью округлых или многоугольных внутримембранных частиц (см. рис. 14, т. 1). Наружный компонент перипласта может состоять из пластинок, чешуек, слизи или их комбинации. Перипласт у криптомонад отсутствует в области глотки.

Жгутиковый аппарат. На переднем конце клеток расположены *два жгутика* (см. рис. 216, *А*), длина которых сопоставима с длиной клетки. При движении они или оба направлены вперед, или один — вперед, а другой — назад. На жгутиках имеются особые криптофитовые мастигонемы, которые могут располагаться в два супротивных ряда на длинном жгутике (длина мастигонем до 2 мкм), в один ряд на коротком (длина мастигонем 1 мкм) либо на каждом жгутике. Мастигонемы криптомонад двухчастные, состоят из трубчатой части и тонкого терминального волоска. У некоторых видов короткий жгут свободен от мастигонем. На длинном жгутике при основании может находиться дополнительный пучок, состоящий приблизительно из 45 волосков. На жгутиках могут располагаться небольшие органические чешуйки в виде семиугольных розеток (140—170 нм в диаметре) (рис. 216, *Б*).

Переходная зона жгутиков содержит две или более пластинчатые структуры (септы) ниже точки, где заканчиваются две центральные микротрубочки. Корешковая система представлена ризостилем (состоит из 6—10 микротрубочек, соединенных сократительными фибриллами), который идет в глубь клетки, трех микротрубочковых корешков и фибриллярного корешка, прилегающего к одному из микротрубочковых (рис. 217). Следует заметить, что в разных родах имеются различия в строении корешкового аппарата жгутиков.

Глазок (*стигма*) у криптомонад связан с хлоропластом, но не связан со жгутиковым аппаратом, поэтому может располагаться и в центре клетки. Он состоит из большого числа пигментных глобул, расположенных параллельными рядами. Для некоторых криптомонад показан положительный фототаксис.

Хлоропласты. В клетках криптомонад расположены один или два *хлоропласта*, реже больше, окрашенные в разные цвета — от сине-зеленого и оливково-зеленого до желто-бурого, коричневого и темнокрасного. Иногда хлоропласты отсутствуют.

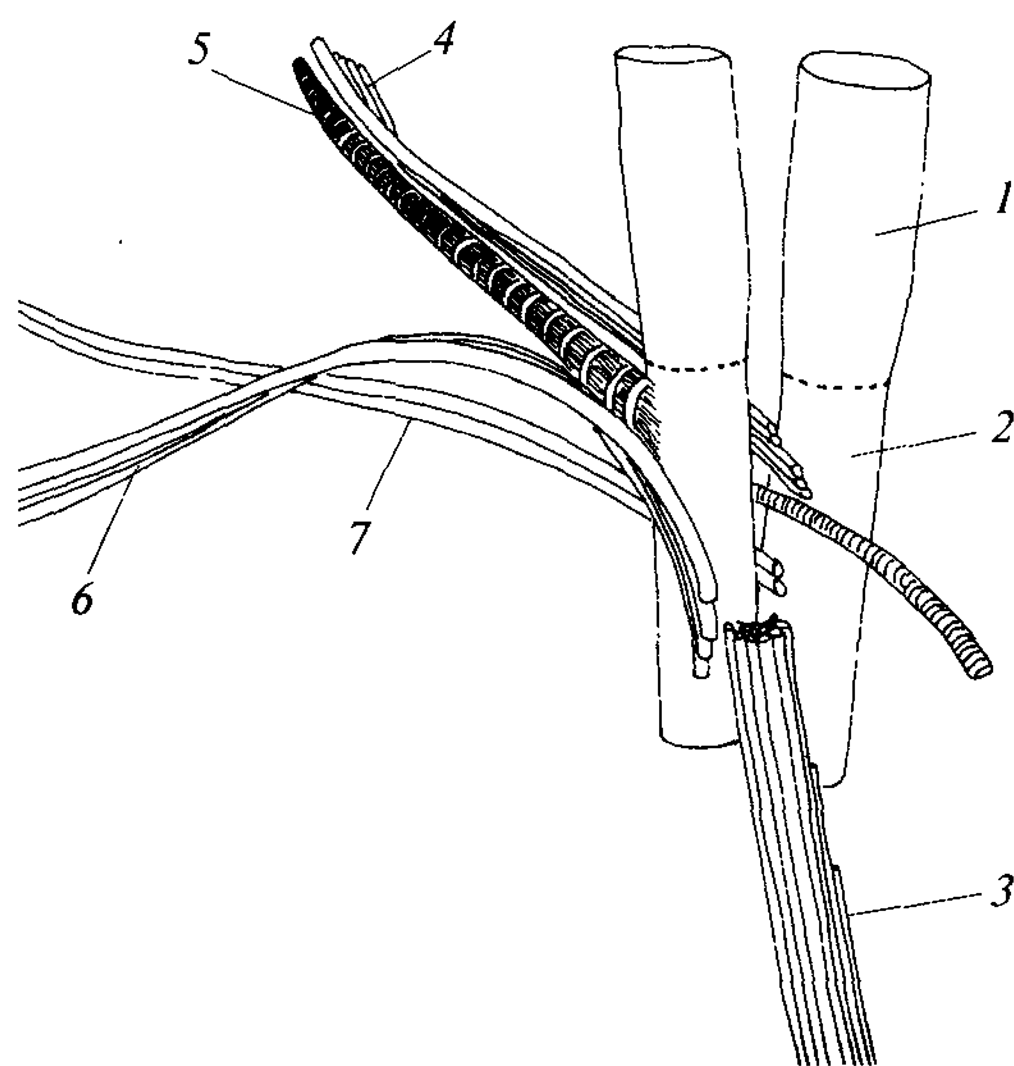


Рис. 217. Схема строения жгутикового аппарата у *Cryptomonas* (C. Hoek van den et al., 1995):

1 — жгутик; *2* — базальное тело; *3* — ризостиль; *4* — микротрубочковый корешок, прилегающий к фибриллярному (*5*); *6* — корешок, состоящий из четырех микротрубочек; *7* — корешок, состоящий из двух микротрубочек

В хлоропластах присутствует ряд пигментов. Помимо хлорофилла *a* имеется хлорофилл c_2, который передает энергию света от фикобилинов к хлорофиллу *a*. У криптомонад отсутствует аллофикоцианин, выполняющий эту функцию у красных и синезеленых водорослей. Фикобилипротеиновые пигменты криптомонад *криптофикоциан* и *криптофикоэритрин* отличаются организацией полипептидных компонентов и по спектральным характеристикам от фикобилипротеиновых пигментов синезеленых и красных водорослей. Они локализованы не в фикобилисомах, а во внутритилакоидных пространствах, из-за этого тилакоиды криптомонад толще, чем у других водорослей. Каждая фотосинтезирующая криптомонада имеет только один тип фикобилипротеина — или фикоэритрин, или фикоцианин, но никогда вместе.

Криптомонады образуют несколько уникальных *ксантофиллов*, таких, как *аллоксантин*, который может быть использован для их обнаружения в смеси планктонных водорослей. У них встречаются α- и β-*каротины*, *крококсантин*, *зеаксантин* и *монадоксантин*.

В хлоропластах могут быть пиреноиды, в которые могут заходить ламеллы (каждая из 1—2 тилакоидов).

Оболочка хлоропласта состоит из четырех мембран (см. рис. 24, *Б*, т. 1), наружная на своей поверхности несет рибосомы. Между двумя парами мембран в оболочке хлоропласта криптомонад находится *перипластидное пространство*, в котором располагаются 80S рибосомы с эукариотным типом рРНК, зерна крахмала и сильно редуцированное ядро, известное как *нуклеоморфа*. Нуклеоморфа окружена двухмембранной оболочкой с порами и содержит ядрышко. Размер ДНК нуклеоморфы составляет только 660 тыс. пар нуклеотидов. Она имеет всего три хромосомы (240, 225 и 195 тыс. пар нуклеотидов), которые кодируют процессы, необходимые только для функционирования нуклеоморфы. Нуклеоморфа делится во время деления ядра вслед за репликацией базального тела, но раньше, чем хлоропласт. Деление амитотическое, и хотя в ее геноме обнаружены гены α-, β- и γ-тубулинов, веретено деления не образуется из микротрубочек, но имеются фибриллярные структуры, появляющиеся только во время деления. Дочерние нуклеоморфы мигрируют в противоположные концы пластиды, таким образом после деления пластиды каждая дочерняя пластида получает свою нуклеоморфу.

Наличие нуклеоморфы, перипластидного пространства и строение оболочек хлоропласта свидетельствуют о вторичном симбиотическом происхождении хлоропластов криптофитовых, когда бесцветная фаготрофная флагеллата поглотила («съела») эукариотную красную водоросль, которая затем трансформировалась в пластиду (см. рис. 26, т. 1). Тогда две внутренние мембраны хлоропласта криптофитовых интерпретируют как мебраны хлоропласта красной водоросли, третью мембрану — как плазмалемму эндосимбионта (красной водоросли), наружную, четвертую, как мембрану пищеварительной вакуоли клетки-хозяина. Симбиотическое происхождение хлоропласта криптомонад от красных водорослей подтверждается филогенетическим анализом, основанным на сравнении нуклеотидных последовательностей гена 16S рРНК нуклеоморфы и ядер красных водорослей.

Запасные продукты. Основное запасаемое вещество у криптофит — крахмал, откладывается между второй и третьей мембранами оболочки хлоропласта (см. рис. 216). Криптомонады – единственная группа водорослей с таким мес-

том откладывания крахмала. Как и у красных водорослей, он содержит больше амилопектина (разветвленные молекулы с α-1,4- и α-1,6-связями), чем амилозы (линейные цепочки с α-1,4-связями). С йодом такой крахмал даст красное окрашивание. В цитоплазме могут присутствовать капли липидов.

Особенности питания. Среди криптомонад встречаются автотрофы, гетеротрофы (сапротрофы и фаготрофы) и миксотрофы. Большинство из них требуют витамин B_{12} и тиамин, некоторые нуждаются в биотине. Криптомонады могут использовать аммоний и органические источники азота, но морские представители менее способны к превращениям нитратов в нитриты по сравнению с другими водорослями. Органические вещества стимулируют рост криптомонад. Для различных бесцветных представителей и для окрашенного *Cryptomonas ovata* показана фаготрофность. Окрашенный в сине-зеленый цвет *Chroomonas pochmanni* обладает миксотрофным питанием. Для захвата и удержания бактериальных клеток образуются специализированные вакуоли. Бактерии втягиваются в вакуоль через маленькую пору в глотке, где отсутствуют перипластные пластинки. Перевариваются они в небольших вакуолях.

Ядро. Единственное ядро расположено в задней части клетки, или, реже, посередине. *Митоз* начинается после деления хлоропласта и имеет ряд особенностей: он открытый, ядрышко не исчезает, центриоли, по-видимому, отсутствуют. Область полюса веретена уплощена и ограничена цистернами эндоплазматической сети (рис. 218).

Число хромосом у криптомонад очень большое — от 40 до 210. В метафазе хромосомы объединяются в массивную пластинку. В ней образуются каналы, свободные от хроматина, через которые проходят микротрубочки веретена (см. рис. 218).

Размножение. Основной способ размножения криптомонад — *вегетативный*, за счет деления клетки пополам с помощью борозды деления. При этом впячивание плазмалеммы идет начиная с заднего конца клетки. Чаще всего делящаяся клетка сохраняет подвижность. Максимальная скорость роста для многих криптомонад — одно деление в день при температуре около 20 °С. Дефицит азота и избыточное освещение стимулируют образование покоящихся стадий. Покоящиеся цисты окружены толстым экстрацеллюлярным матриксом.

Для *Ch. acuta* известен *хологамный половой процесс*, при котором вегетативные клетки функционируют как гаметы. Слияние клеток происходит на брюшной стороне, причем задний конец одной клетки прикрепляется к середине другой (рис. 219). Когда клетки полностью сольются, формируется четырехжгутиковая зигота. Затем она делится; первое деление, предположительно, мейотическое.

Интересный жизненный цикл известен для *Proteomonas sulcata*. У этой криптомонады в определенной степени *гетероморфный гаплодиплонтный жизненный*

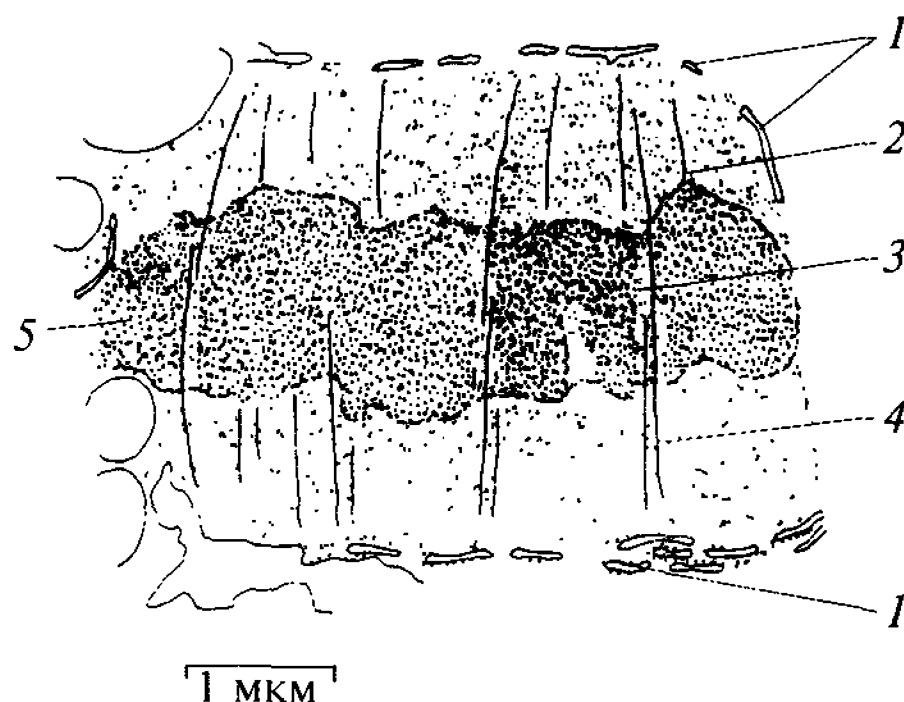


Рис. 218. Метафаза митоза у *Chroomonas* (C. Hoek van den et al., 1995):

1 — эндоплазматическая сеть; *2* — хромосомные микротрубочки веретена; *3* — каналы в массивной пластине хроматина; *4* — межполюсные микротрубочки веретена; *5* — массивная пластинка хроматина

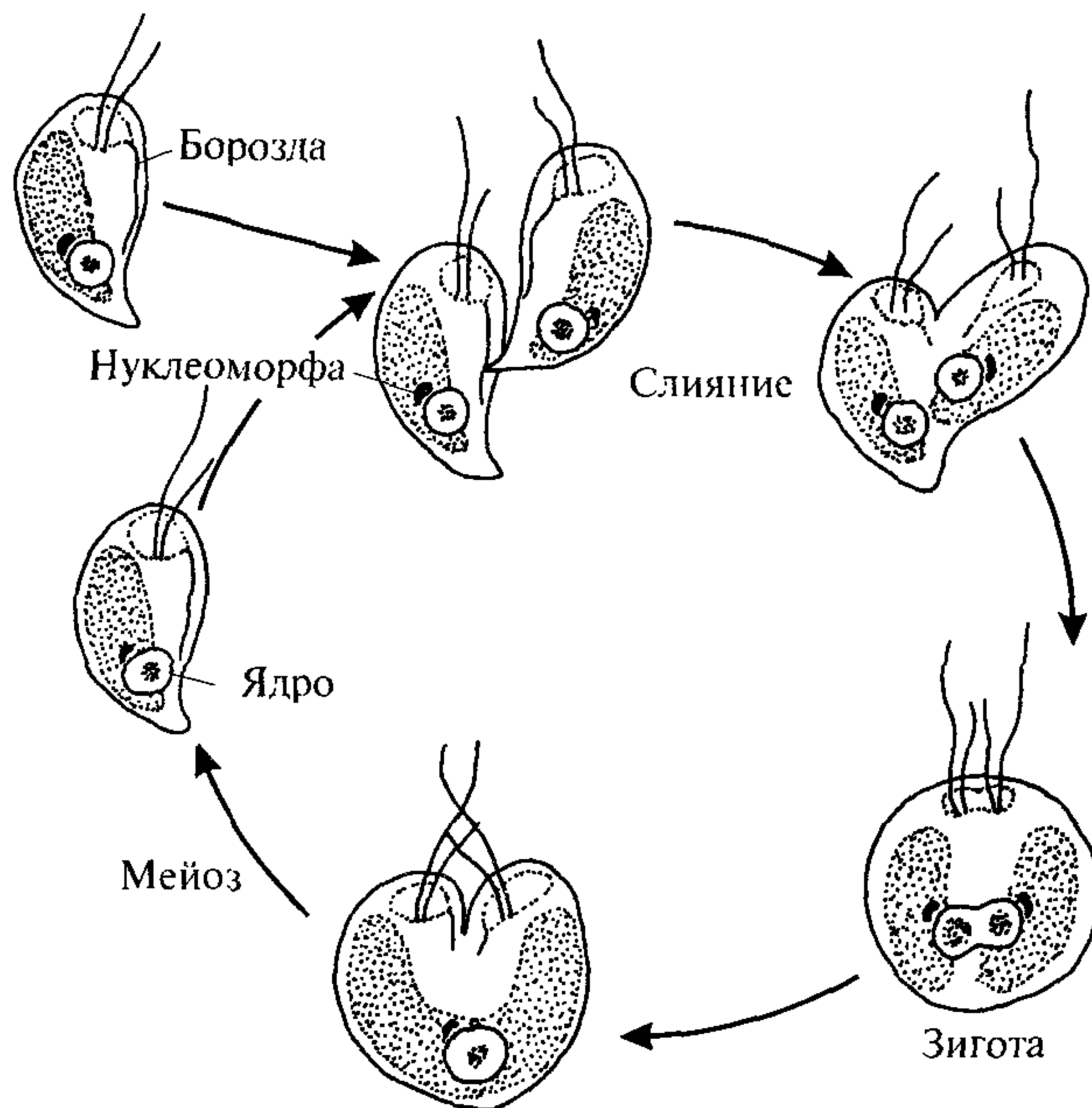


Рис. 219. Половой процесс у *Chroomonas acuta* (R. E. Lee, 1999)

цикл, в котором и диплоидная, и гаплоидная стадии жгутиковые. Эти стадии отличаются друг от друга по размерам клеток, структуре перипласта, конфигурации жгутикового аппарата. До сих пор в этом жизненном цикле для этого вида не известны оплодотворение и мейоз.

Экология и значение криптофитовых. Криптофиты — типичные представители планктона, изредка они встречаются в иле соленых озер и среди детрита в пресных водоемах. Они занимают видное положение в олиготрофных, умеренных и высокоширотных, пресных и морских водах.

Большинство криптомонад встречается в широком температурном диапазоне, но некоторые виды *Rhodomonas* относятся к стенотермным. Среди стенотермных представителей интерес представляют криофильные (холодолюбивые) виды *Cryptomonas*, способные вегетировать на поверхности льда и снега. Криптофиты играют важную роль в холодных водах, особенно зимой и ранней весной. Например, они могут доминировать в весеннем цветении фитопланктона в Северном море, где, возможно, являются важным звеном в пищевых цепях. Локализованные цветения, вызванные развитием криптомонад, встречаются в антарктических водах. Цветения воды коррелируют с притоком воды от таяния ледников. В покрытых льдами озерах Антарктиды виды криптомонад могут доминировать в альгофлоре, давая более 70 % биомассы фитопланктона. Очень редко криптомонады встречаются в океанических водах при температуре 22 °С и выше. Они отсутствуют в горячих источниках и гиперсоленых водоемах.

Пресноводные представители предпочитают искусственные и естественные водоемы со стоячей водой — отстойники, различные пруды (биологические, технические, рыбоводные), реже встречаются в водохранилищах и озерах. Они образуют крупные популяции в озерах на глубине 15—23 м, в месте соединения слоев воды, богатых и бедных кислородом, где уровень света значительно ниже,

чем у поверхности. Бесцветные представители распространены в водах, загрязненных органическими веществами, их много в сточной воде, поэтому они могут служить показателем загрязнения воды органическими веществами.

Среди криптофит встречаются типичные сфагнофиллы, живущие в болотах с низким значением pH, в то время как ряд видов может развиваться в широком диапазоне pH (например, *Chilomonas* встречается при pH 4,1—8,4).

Криптофиты играют значительную роль в водоемах в круговороте кислорода, углерода, азота и фосфора, в синтезе органического вещества из минеральных веществ. Ими питаются различные представители зоопланктона, которыми в свою очередь питаются рыбы. Сообщалось об интенсивном поедании криптомонад кладоцерами в эвтрофных прудах в зимнее время года. В то же время отмечались случаи цветения воды в прудах, вызванных *Cyanomonos*, которые приводили к массовой гибели сомов.

Криптомонады обитают в качестве эндосимбионтов в миксотрофных инфузориях *Myrionecta rubra* (прежние названия — *Mesodinium rubrum* или *Cyclotytrichum meunieri*). Эта инфузория может образовывать нетоксичное красное цветение воды на побережье Перу, Калифорнии, Камчатки и др. (в основном в зоне апвеллинга). У нее отсутствует клеточный рот (у других представителей этого рода инфузорий, не имеющих эндосимбионтов, на переднем конце клетки имеется клеточный рот), и в своем питании она зависит от эндосимбионта, который на свету способен ассимилировать углерод и фосфор. Каждая инфузория может содержать несколько криптомонад, которые отделены от цитоплазмы хозяина двойной мембраной. Наружная мембрана рассматривается как мембрана пищеварительной вакуоли хозяина, а внутренняя — как плазмалемма симбионта. Симбионты содержат ядро, митохондрии, пластиды с нуклеоморфой и некоторые другие структуры. Хлоропласты имеют все характерные особенности хлоропластов криптофитов. В то же время у эндосимбионта отсутствуют перипласт, жгутиковый аппарат, трихоцисты.

Некоторые динофиты (например, *Dinophysis*) приобрели хлоропласты в результате симбиоза с криптомонадами. В одних случаях у них может сохраняться ядро криптомонады, в других — только пластиды.

Эволюция и филогения. В эволюции криптофит исходными считаются формы, близкие к роду *Goniomonas*. Эти бесцветные представители способны к фагоцитозу, у них отсутствуют нуклеоморфа и пластиды. Полагают, что пластиды криптомонад появились в результате вторичного симбиоза с эукариотом из Rhodophyta, что подтверждается филогенетическим анализом (сравнение пластидного генома криптомонад и красных водорослей, анализ генов нуклеоморфы, кодирующих α- и β-тубулины). Эволюция внутри криптофит выглядит следующим образом. Наличие борозды без глотки у *Goniomonas* — наиболее примитивная особенность. Глотка формировалась за счет смыкания краев борозды, начиная с заднего конца. Полное исчезновение борозды, но наличие глотки представлено у *Chroomonas*. В процессе эволюции криптомонад происходил повторный переход к гетеротрофности, что привело к образованию рода *Chilomonas*, у которого редуцирована борозда, развита глотка и имеются лейкопласты (рис. 220). Эта схема подтверждается эволюцией жгутикового аппарата и анализом нуклеотидных последовательностей гена 18S рРНК.

Положение криптомонад среди водорослей и их объем до сих пор дискутируются. А. Пашер полагал, что они произошли от хризомонад, и от криптомо-

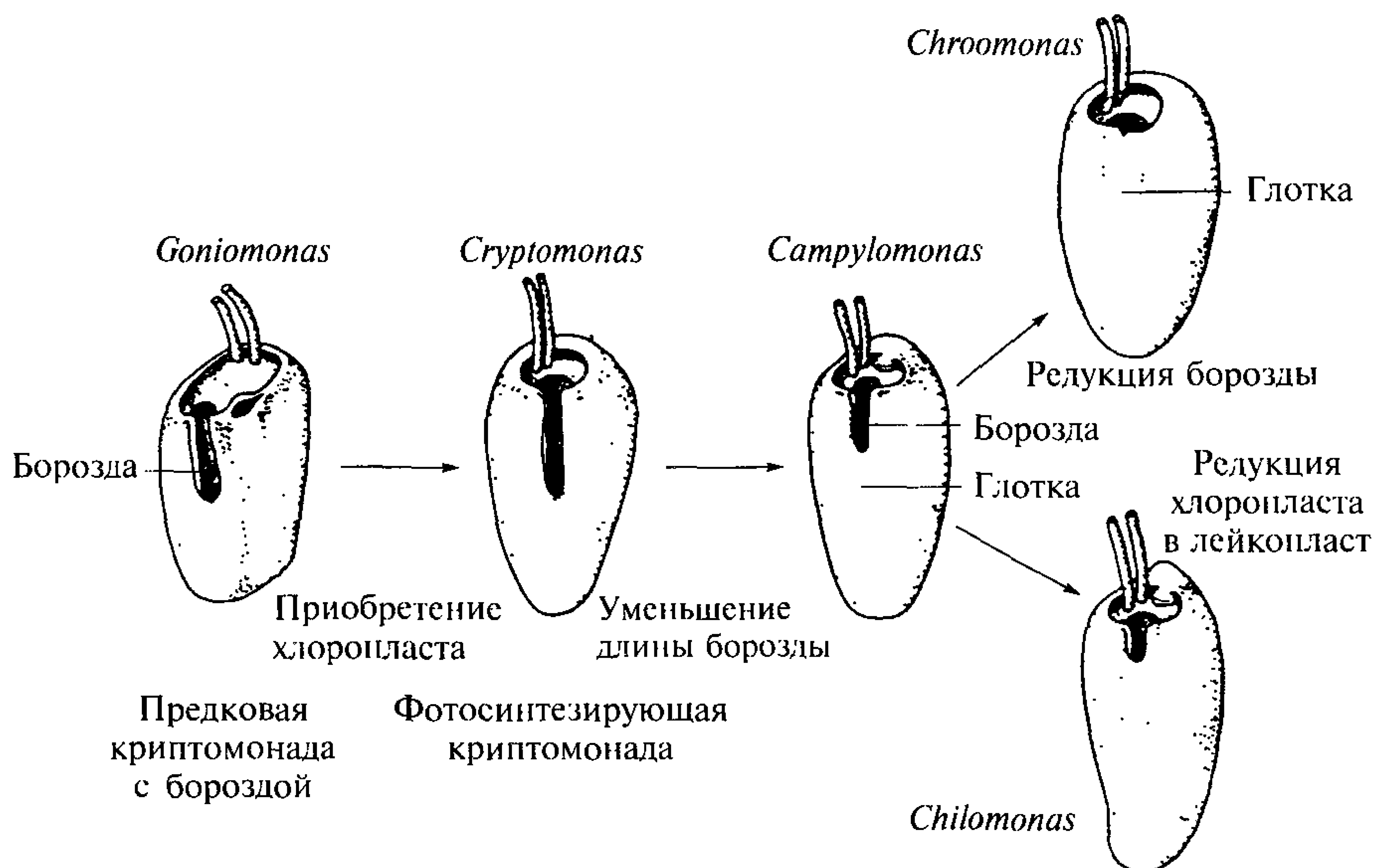


Рис. 220. Эволюционная схема борозда — глотка (P. Kugrens, R. Lee, 1991):

Goniomonas имел борозду, которая сохраняется у примитивных окрашенных криптомонад. Борозда укорачивается за счет слияния ее краев на заднем конце и формируется глотка (*Campylomonas* и *Chilomonas*). Дальнейшее слияние краев приводит к исчезновению борозды и остается только глотка (*Chroomonas*)

над выводил перидинеи. Он объединил криптомонады и перидинеи в отдел Pirrophyta. Большинство альгологов не соглашаются с таким объединением и исключают криптофитовых из пиррофитовых, рассматривая их как самостоятельную группу на основании того, что криптофиты отличаются от динофит строением ядра, жгутикового аппарата, наличием нуклеоморфы, составом пигментов, биохимическими особенностями. Все эти данные свидетельствуют против их близкого филогенетического родства.

Разнообразие и систематика. К настоящему времени описано более 200 видов криптофитовых (приблизительно 100 пресноводных и 100 морских). В последние годы в связи с использованием электронного микроскопа значительные изменения претерпела их систематика. Были переописаны и описаны новые таксоны, однако недостаточная конкретность и неоднозначность использованных признаков затрудняет не только определение родовой, но и видовой принадлежности этих организмов.

В современной альгологической литературе отдел криптофитовые водоросли включает один **класс Cryptophyceae** и два порядка.

Род родомонас — Rhodomonas (рис. 221, *А*) объединяет монад с единственной пластидой обычно красного цвета. Имеются пиреноиды. Борозда развивается в трубчатую глотку. Несколько крупных эжектосом (иногда до 20) лежат около борозды. Ранней весной *Rhodomonas* формирует иногда заметные красные приливы в пресных озерах. В последние годы объем рода пересматривается.

Род хроомонас — Chroomonas (рис. 221, *Б*) — пресноводные и морские представители с единственной Н-образной пластидой голубого, синего или сине-зеленого цвета, с пиреноидом в мостике. Окраска обусловлена присут-

ствием криптоцианина 645 и криптоцианина 630. У *Chroomonas* отсутствует борозда, но имеется глотка. У некоторых представителей встречаются пищеварительные вакуоли с бактериями. Некоторые виды имеют стигму.

Род криптомонас — Cryptomonas (рис. 221, *В*) обычен в пресном и морском фитопланктоне. Его клетки содержат две пластиды преимущественно бурого или оливкового цвета. Вокруг вертикальной борозды расположены трихоцисты. Имеются пиреноиды. Представители этого рода широко распространены в водоемах, но часто они не заметны, так как обычные фиксаторы не сохраняют их в образцах. В последние годы объем рода пересматривается и из него выделяются новые роды.

Род хиломонас — Chilomonas (рис. 221, *Г*) встречается в водах, богатых органикой. Он имеет бесцветные клетки с лейкопластом, в котором отсутствуют тилакоиды, но в перипластидном пространстве имеется нуклеоморфа и откладывается крахмал (несмотря на отсутствие пигментов и осмотрофное питание). Оба жгутика имеют один ряд мастигонем. Внутренний слой перипласта представлен чехлом. Несколько заметных эжектосом расположены вертикально вдоль глотки. Показано, что *Ch. paramecium* образует *ихтиотоксин*. Он близок к токсинам некоторых других водорослей, но образуется в очень низких концентрациях, не представляя опасности для рыб.

Род гониомонас — Goniomonas (рис. 221, *Д*) встречается в пресных и морских водах. Его бесцветные клетки сжаты с боков, у него отсутствуют пластиды. На перипласте видны несколько продольных полос. На переднем конце клетки в виде кольца располагаются крупные эжектосомы, в то время как мелкие эжектосомы расположены под плазмалеммой. Имеются борозда и глотка. На жгутиках мастигонем нет, но они покрыты фибриллярными волосками. Жгутики отходят от переднего конца клетки со спинной стороны. Некоторые представители способны к фагоцитозу. В цитоплазме расположены вакуоли с дегенерированными эжектосомами и бактериями.

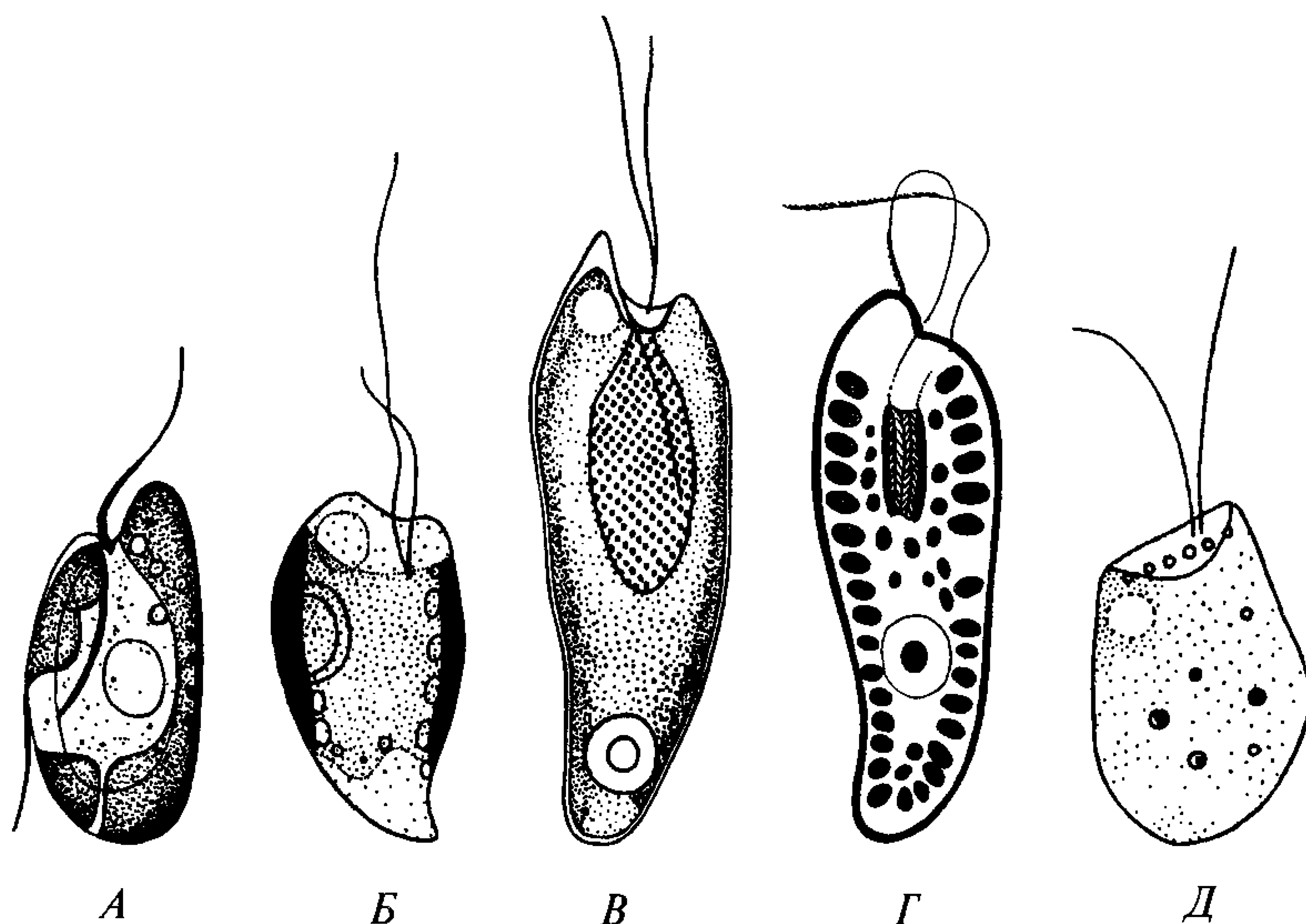


Рис. 221. Криптофитовые водоросли:
А — Rhodomonas; *Б — Chroomonas*; *В — Cryptomonas*; *Г — Chilomonas*; *Д — Goniomonas*

Отдел примнезиофитовые водоросли (примнезиофиты, гаптофиты, гаптофитовые водоросли) — Prymnesiophyta (Haptophyta)

Отдел назван по типовому роду *Prymnesium* (от греч. *prymnesion* — хвост, якорная цепь).

Общая характеристика

1. Преимущественно одноклеточные монадные представители.

2. Монадные клетки с двумя равными или неравными жгутиками, на которых отсутствуют трехчастные мастигонемы. Если жгутики сильно различаются по длине, то длинный жгутик покрыт нетрубчатыми волосками (рис. 222, *Б*). Переходная зона разнообразного строения.

3. Между жгутиками имеется нитевидный придаток — гаптонема, отличающаяся по строению от жгутика (под цитоплазматической мембраной находятся 5—8 микротрубочек, а между ними и цитоплазматической мембраной — эндоплазматическая сеть) (рис. 222, *А*).

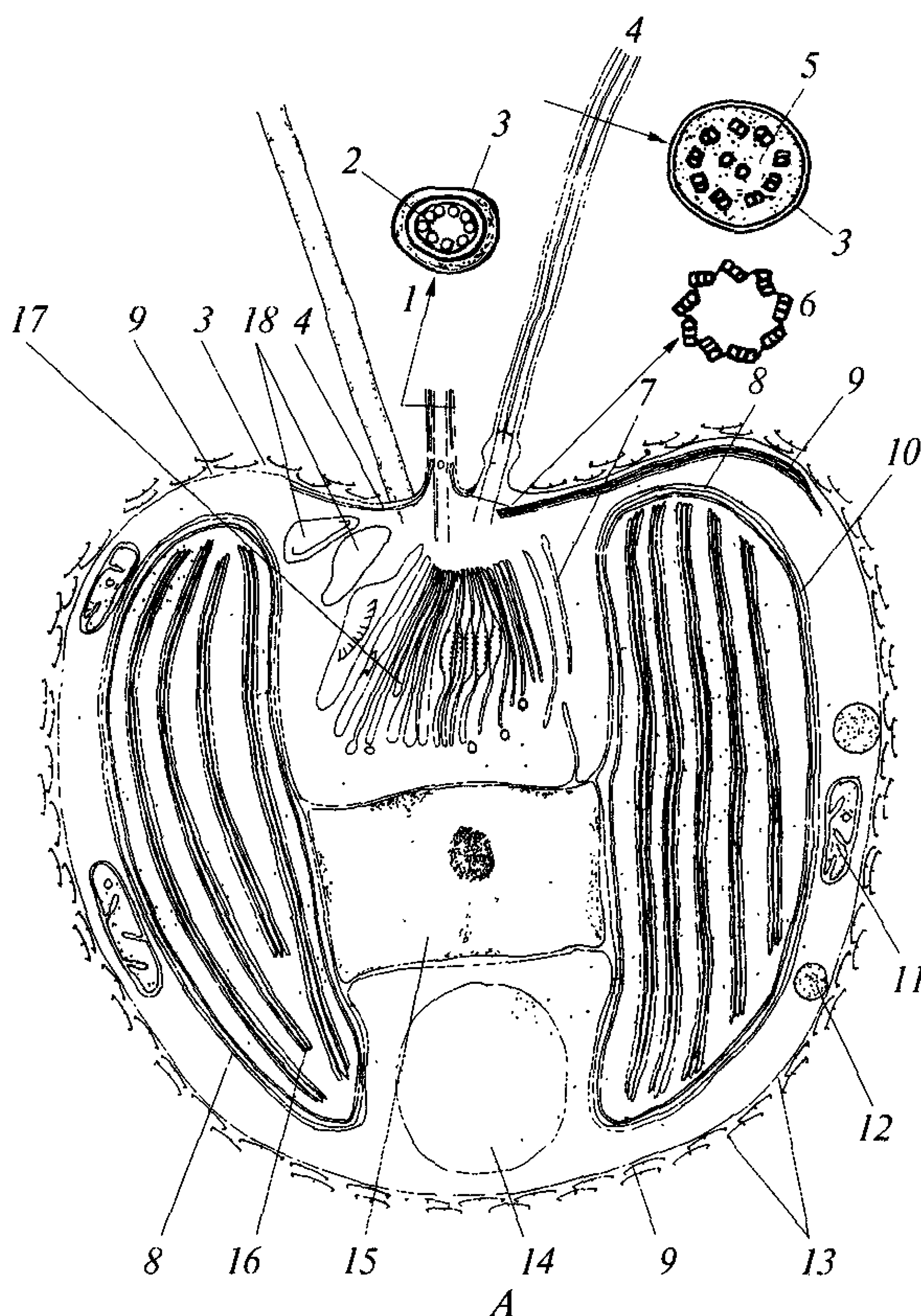


Рис. 222. Строе-

А — *Chrysochromulina*; *Б* — *Pavlova* (C. Hoek van den et al., 1995); *1* — гаптонема; *2* — эндоплазматиче-
поперечном разрезе; *7* — эндоплазматическая сеть; *8* – хлоропластная эндоплазматическая сеть;
12 — слизистое тело; *13* — органические чешуйки; *14* — вакуоль с хризоламинарином; *15* — ядро;
руемые в везикулах аппарата Гольджи на поверхность клетки; *19* — пиреноид; *20* — вакуоль, содер-
клеточный

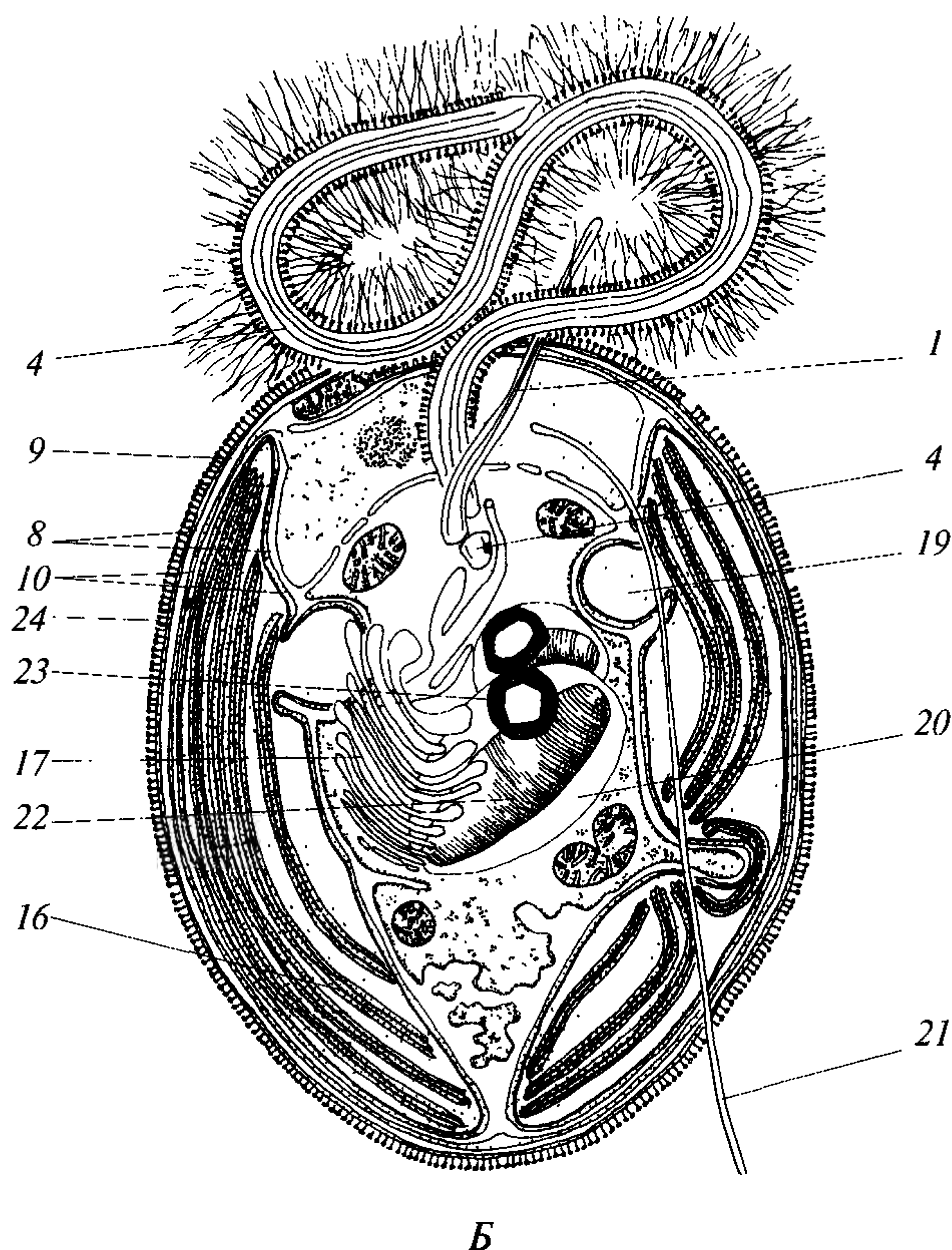
4. Хлоропласт (рис. 222) покрыт четырьмя мебранами (2 собственно мембраны оболочки и 2 мембраны хлоропластной эндоплазматической сети). Наружная мембрана ХЭС переходит в наружную мембрану ядра (см. рис. 24, *Г*, т. 1). В перипластидном пространстве имеется перипластидная сеть (комплекс анастомозирующих тубул). Ламеллы трехтилакоидные, опоясывающая ламелла отсутствует. Хлоропластная ДНК в виде гранул расположена в строме хлоропласта. Часто имеется пиреноид, в который заходит ламелла с двумя тилакоидами.

5. Хлоропласт содержит хлорофиллы *a*, c_1 и/или c_3 или c_2. Из дополнительных пигментов наиболее важен фукоксантин и его производные, присутствуют β-каротин, диадиноксантин и диатоксантин.

6. Если имеется глазок, то он лежит в передней части клетки в хлоропласте или вне него и состоит из ряда пигментных глобул.

7. Запасные продукты — хризоламинарин, который откладывается вне хлоропласта в вакуолях, липиды, у *Pavlova* — парамилон.

8. Поверхность клетки покрыта целлюлозными органическими чешуйками или гранулами. В добавление могут быть кальцинированные чешуйки (кокколиты) (см. рис. 225). Чешуйки формируются в аппарате Гольджи.



ние клеток:

ская сеть внутри гаптонемы; *3* — плазмалемма; *4* — жгутик; *5* — аксонема; *6* — базальное тело на *9* — периферическая эндоплазматическая сеть; *10* — оболочка хлоропласта; *11* — митохондрия; *16* — ламелла, состоящая из трех тилакоидов; *17* — аппарат Гольджи; *18* — чешуйки, транспортижащая парамилон или полифосфаты; *21* — филамент; *22* — парамилон; *23* — полифосфаты; *24* — покров

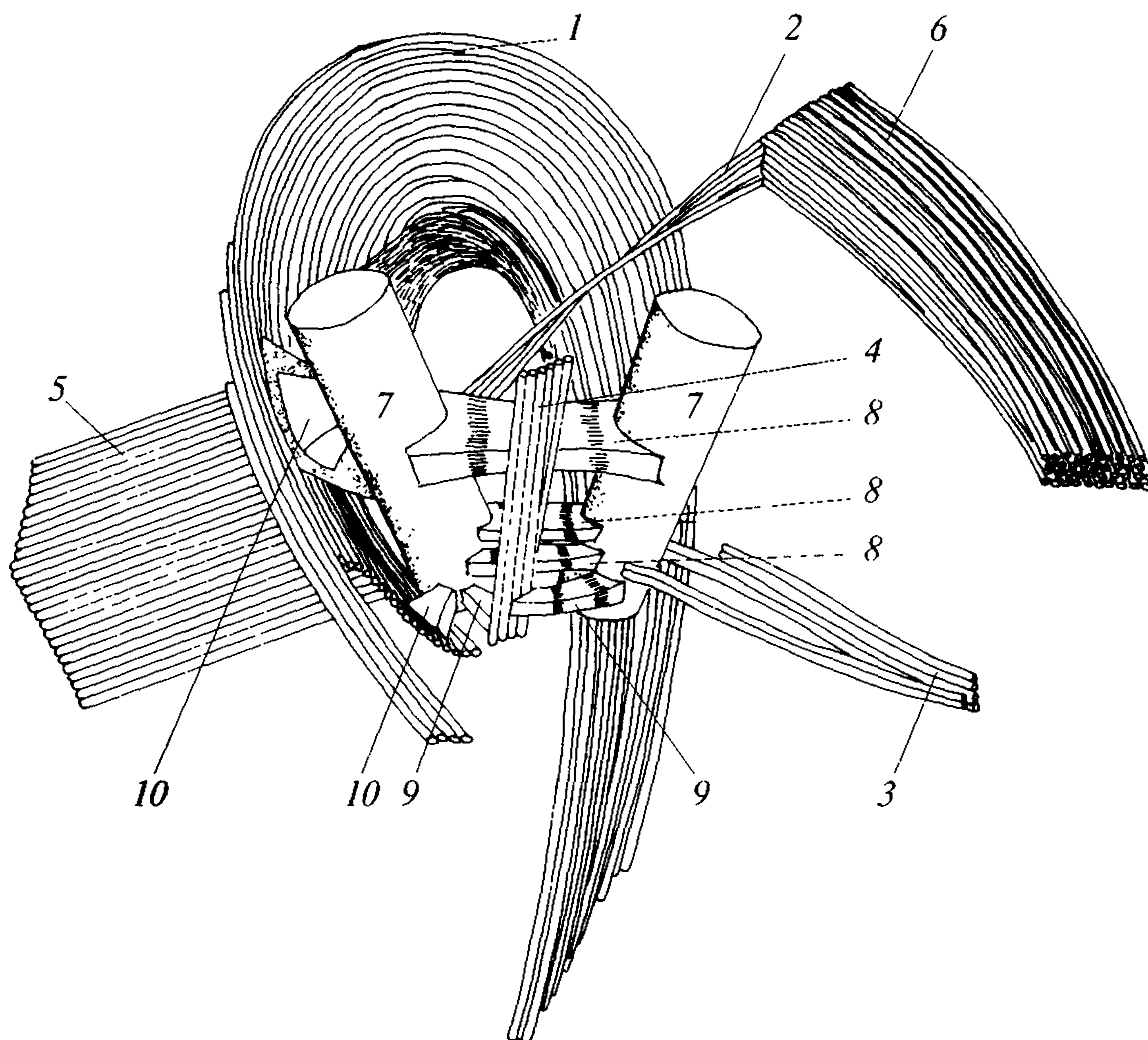


Рис. 223. Диаграмма строения жгутикового аппарата *Pleurochrysis* (C. Hoek van den et al., 1995):

1 — первый микротрубочковый корешок; *2* — второй микротрубочковый корешок; *3* — третий микротрубочковый корешок; *4* — гаптонема; *5* — дополнительные микротрубочки, отходящие от первого корешка; *6* — дополнительные микротрубочки, отходящие от второго корешка; *7* — базальное тело; *8* — соединение между базальными телами; *9* — соединение между базальным телом и гаптонемой; *10* — соединение между базальным телом и корешком

9. В отличие от охрофитовых диктиосомы расположены перпендикулярно оси клетки (рис. 222, *А*).

10. Цитоплазма каждой клетки окружена периферическими цистернами ЭПС (см. рис. 222, *А*).

11. Митохондрии с трубчатыми кристами.

12. Митоз ацентрический, у примнезиофициевых митоз открытый, у павловофициевых закрытый. Клетка делится с образованием борозды деления.

13. У некоторых видов показан гаплодиплоидный гетероморфный жизненный цикл, гаплоидная стадия — нитчатая (бентосная), диплоидная — жгутиковая (планктонная) (см. рис. 231); у других в жизненном цикле диплоидные формы с кокколитами, а гаплоидные с органическими чешуйками (см. рис. 230).

14. Подавляющее большинство — морские формы, несколько видов — пресноводные.

Большинство примнезиофит (гаптофит) — мелкие одноклеточные, реже колониальные монадные фототрофы. Размеры их тела обычно не превышают в длину 30 мкм, неподвижные колонии могут достигать 8 мм в диаметре (например, макроскопические колонии *Phaeocystis*). Форма клеток варьирует от округлой до овальной и уплощенной. В жизненном цикле у некоторых представителей могут присутствовать коккоидные, нитчатчатые, амебоидные и пальмеллоидные стадии.

Жгутики и корешковая система. Два равных или неравных жгутика располагаются на клетке апикально, субапикально или латерально. Они чаще всего гладкие, но у рода *Pavlova* длинный жгутик покрыт тонкими волосками и сферическими или овальными чешуйками (см. рис. 222, *Б*). Жгутики имеют типичное строение, но у примнезиофит разнообразно устроена переходная зона. Например, у родов *Pavlova* и *Chrysochromulina* в ней имеется единственная поперечная пластинка, у других в переходной зоне содержатся две поперечные пластинки, а у *Pleurochrysis* — два вложенных друг в друга цилиндра, но отсутствует поперечная пластинка.

Корешковая система у примнезиофит также разнообразна. Например, у *Pavlova* от базальных тел отходит два микротрубочковых корешка: один состоит из 7 микротрубочек и идет под плазмалеммой, другой состоит из 2 микротрубочек и идет в глубь клетки. У *Chrysochromulina* имеется 4 микротрубочковых корешка. Наиболее сложно устроена корешковая система у кокколитофорид (рис. 223). У них присутствуют 3 микротрубочковых корешка: один состоит из 20 микротрубочек, от которых под прямым углом отходит 100—200 вторичных микротрубочек; второй корешок состоит из 4 микротрубочек, от которых также отходят вторичные микротрубочки; третий и четвертый сливаются в один, состоящий из 6—7 микротрубочек.

Гаптонема. Эта особая органелла гаптофитовых водорослей расположена между жгутиками и имеет вид тонкой нити, иногда редуцированной до крохотного хоботка (см. рис. 222). У одних представителей она может достигать в длину 160 мкм, как у *Chrysochromulina camella*, у других — нескольких микрон, например у видов *Phaeocystis* и *Prymnesium*, у третьих может отсутствовать, как у *Emiliania huxleyi*. Она может быть гладкой или ее поверхность покрыта мелкими органическими чешуйками. По структуре гаптонема значительно отличается от жгутиков. В ее центре расположены 5—8 микротрубочек, окруженные каналом эндоплазматического ретикулума (см. рис. 222, *А*). Микротрубочки гаптонемы отходят от базального тела одного из жгутиков, но у гаптонемы обнаружены и собственные фибриллярные корешки.

Полагают, что гаптонема может участвовать в фаготрофии, в индуцировании быстрого проникновения ионов кальция в клетку из окружающей среды, в прикреплении клеток к субстрату. Только клетки, имеющие длинную гапто-

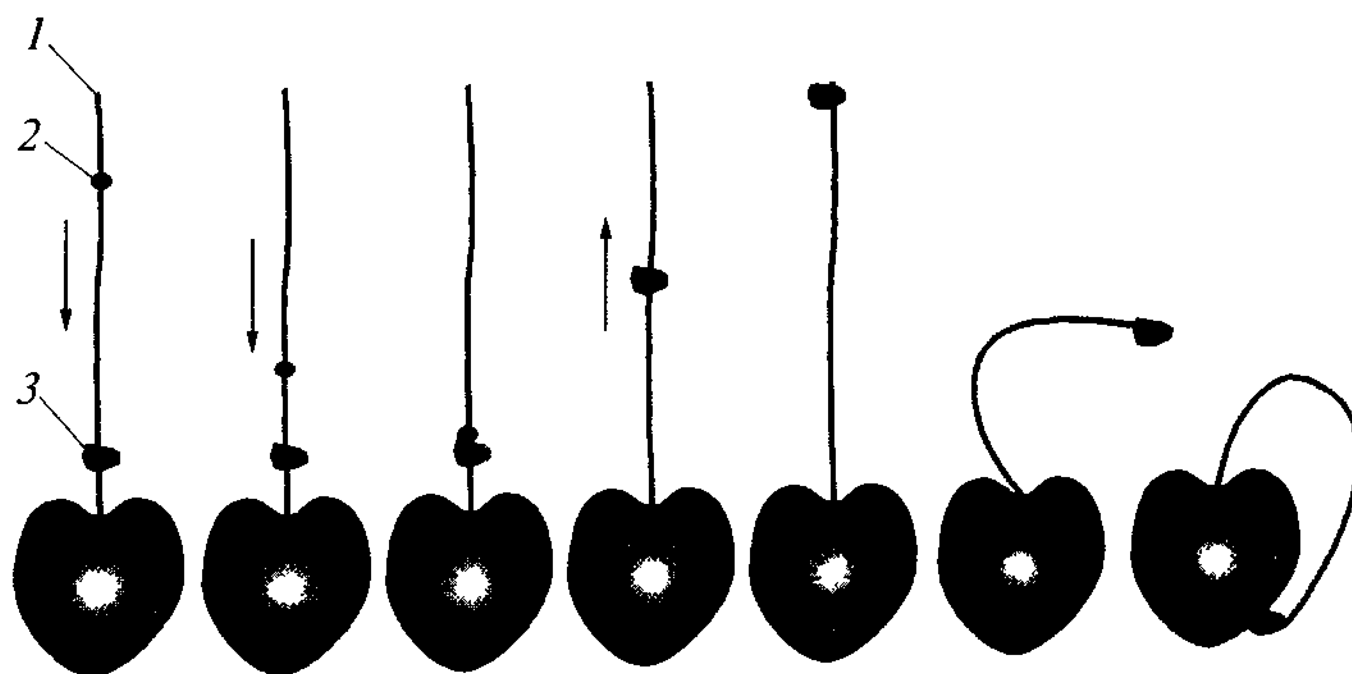


Рис. 224. Последовательность поглощения пищевых частиц, начиная от прилипания их к гаптонеме (R. E. Lee, 1999):

1 — гаптонема; *2* — пищевая частица; *3* — центр агрегации частиц

нему, способны поглощать бактерии и мелкие водоросли. Фаготрофия осуществляется следующим образом: частичка прилипает к гаптонеме за счет группы сахаров на ее поверхности и передвигается к ее основанию, где расположен центр агрегации частиц. Сформированная крупная частица передвигается вверх к концу гаптонемы, затем гаптонема загибается к заднему концу клетки, где формируется пищеварительная вакуоль, в которой частичка пищи переваривается (рис. 224). Считается, что содержание фосфора внутри клеток влияет на фаготрофию, и фосфолипиды бактерий используются как источник фосфатов для клеток примнезиофит.

Чешуйки. Под плазмалеммой у примнезиофит расположен слой цистерн эндоплазматической сети, а сверху от плазмалеммы клетки покрыты одним или несколькими рядами чешуек (рис. 225). Органические чешуйки (см. рис. 225, *А*; рис. 228, *А*) имеют характерную структуру: радиально расположенные фибриллы на внутренней поверхности и концентрически расположенные фибриллы на наружной. Наиболее примитивными чешуйками считают тонкие дискообразные или эллиптические целлюлозосодержащие пластинки. Они встречаются у тех представителей, у которых отсутствуют кокколиты.

Кокколиты (см. рис. 225, *Б—Д*) — кальцинированные неорганические чешуйки, с помощью которых регулируется плавучесть клеток и которые выполняют защитные функции. На основе структуры и по месту образования выделяют 2 типа кокколитов: гетерококколиты, которые формируются внутриклеточно (в аппарате Гольджи), и голококколиты, формирующиеся внеклеточно. *Голококколиты* состоят из правильно упакованных ромбовидных и шестиугольных кристаллов, *гетерококколиты* обладают ромбовидными кристаллами, чья форма изменена таким образом, что поверхности кристалла и

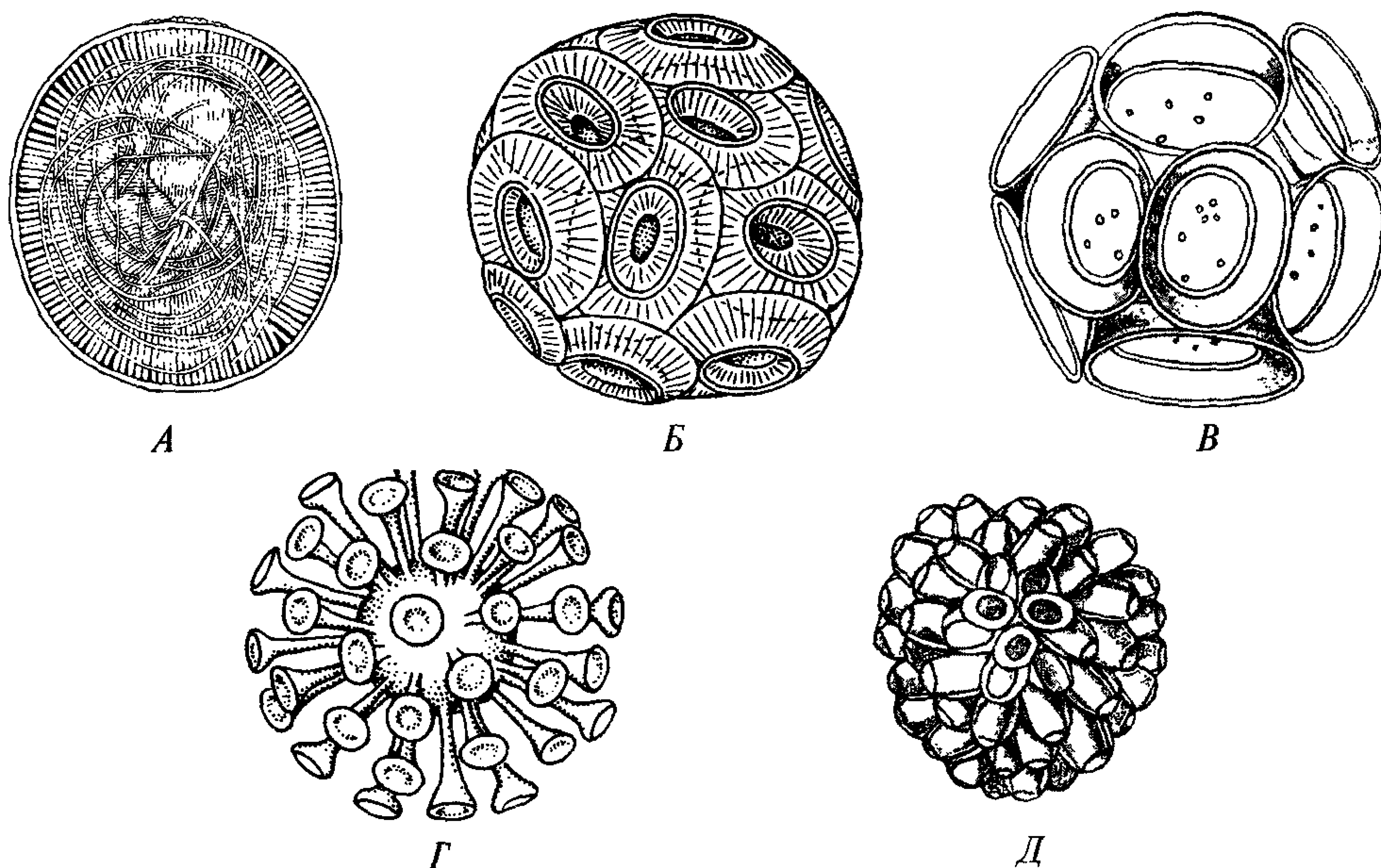
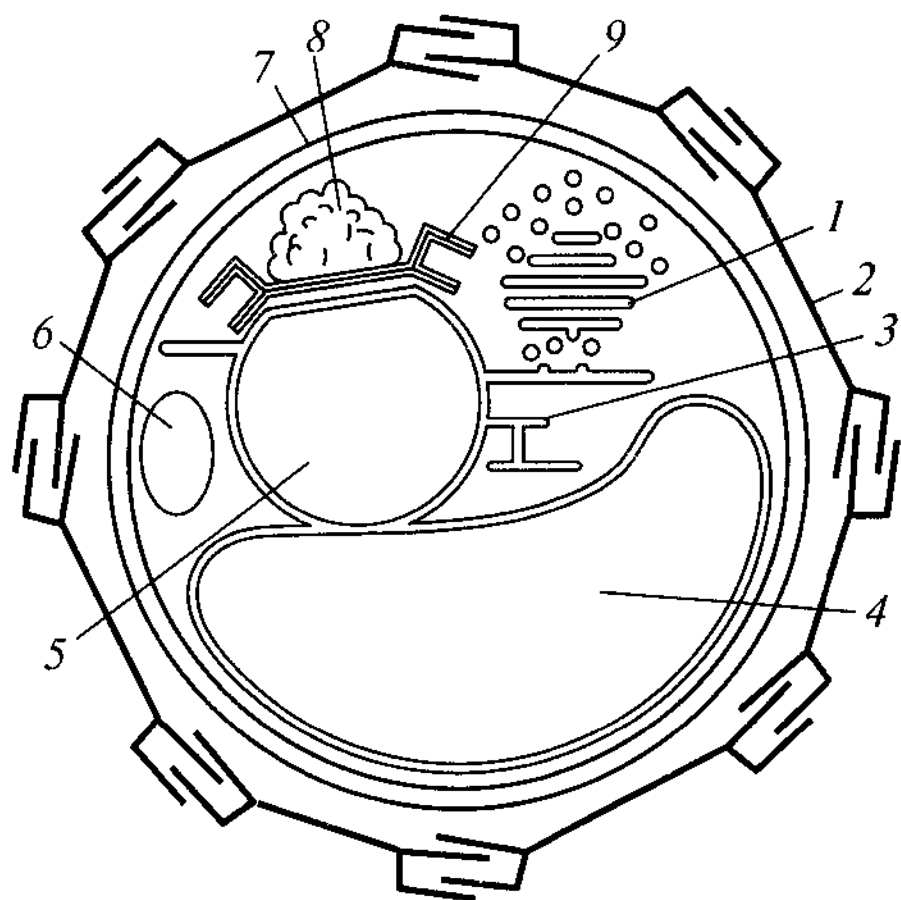


Рис. 225. Чешуйки:

А — органическая чешуйка; *Б—Д* — неорганические чешуйки (кокколиты)

Рис. 226. Схема формирования кокколитов на поверхности ядра у *Emiliania* (E. W. Vrind-de Jong et al., 1994):

1 — аппарат Гольджи; *2* — кокколит; *3* — ЭПС; *4* — хлоропласт; *5* — ядро; *6* — митохондрия; *7* — плазмалемма; *8* — ретикулярное тело; *9* — матричный пузырек



углы частично или полностью нарушены. Гетерококколиты более крепкие и крупные по сравнению с голококколитами. У одних и тех же видов примнезиофицисвых одни стадии могут иметь голококколиты, другие — гетерококколиты. Так, у кокколитофорид диплоидная стадия в жизненном цикле формирует гетерококколиты, а гаплоидная стадия — голококколиты.

Только у *Pleurochrysis* есть и органические чешуйки, и кокколиты. И те и другие формируются в аппарате Гольджи, который расположен около основания жгутиков. При образовании гетерококколитов везикулы аппарата Гольджи сливаются в крупную плоскую вакуоль, которая примыкает к мембране ядра. В этой везикуле откладывается органическая пластинка. Снаружи от везикулы формируется «сетчатое (ретикулярное) тело», состоящее из сети тубул (рис. 226). Его считают предшественником образования кокколита. Отложение кальция начинается по краю органической пластинки, затем кристаллы добавляются, покрывая всю пластину. Полагают, что внутри кокколитной везикулы на этой стадии присутствуют кислые полисахариды, которые отвечают за образец образования требуемых кристаллов. После формирования кокколита сетчатое тело исчезает. Везикула, в которой формировался кокколит, отходит от ядерной мембраны, и сформированный кокколит выделяется на поверхность клетки около жгутиков, где он вместе с другими формирует коккосферу.

Хлоропласты. В клетках Prymnesiophyceae имеются обычно 1—2 золотисто-бурых хлоропласта. Хлоропласт с единственным пиреноидом, погруженным наполовину в строму хлоропласта. В пиреноид заходят две ламеллы. У некоторых Pavlovophyceae в хлоропласте может располагаться *глазок*. Хлоропласты у гаптофит произошли в результате вторичного симбиоза (см. рис. 26, т. 1), на что указывает наличие двух дополнительных мембран в оболочке хлоропласта (см. рис. 24, *Г*, т. 1). По строению их хлоропласты сходны с хлоропластами охрофитовых, но в отличие от последних у них отсутствует опоясывающая ламелла и вся их хлоропластная ДНК не собрана в кольцо.

Для разных гаптофитовых характерны разные *наборы пигментов*, участвующих в фотосинтезе. Это затрудняет использование какого-либо из них для идентификации гаптофитовых в океаническом планктоне, хотя 19'-гексаноилоксифукоксантин иногда используют как маркерный пигмент.

Другие структуры. В периферическом слое цитоплазмы у некоторых примнезиофитовых располагаются *мукоцисты*, выбрасывающие наружу слизь в виде тонких нитей. Схожие структуры отмечены у охрофитовых и динофитовых. Функция мукоцист у примнезиофитовых неизвестна. *Сократительная вакуоль* имеется только в клетках пресноводных представителей.

Ядро расположено в центре клетки, содержит одно или несколько ядрышек, исчезающих во время митоза. У павловофициевых *митоз* закрытый, у примнезиофициевых открытый. При открытом митозе оболочка ядра исчезает в поздней профазе. Базальные тела жгутиков двигаются к полюсам, но они не являются центрами организации микротрубочек. У *Phaeocystis globosa* организатор микротрубочек локализован на поверхности митохондрий, у рода других примнезиофитов эту роль выполняет фибриллярный корешок. В метафазе хромосомы выстраиваются в плотную метафазную пластинку, в которой через каналы проходят межполюсные микротрубочки. Цистерны ЭПС на каждой стороне метафазной пластинки используются позднее в построении ядерной мембраны. В телофазном ядре веретено деления удлиняется. *Цитокинез* происходит за счет впячивания мембраны либо слияния вакуолей в зоне деления. Каждая из дочерних клеток получает половину чешуек от материнской клетки, а вторую половину чешуек достраивает заново.

Жизненный цикл. У примнезиофит встречается половое размножение. Их жизненные циклы плохо изучены. У большинства кокколитофорид в жизненном цикле более одного типа клеток, но место мейоза, как правило, четко не установлено. Для некоторых видов показан гаплодиплоидный гетероморфный жизненный цикл, при котором гаплоидная стадия — нитчатая (бентосная), а диплоидная — жгутиковая (планктонная) (см. рис. 231), у других в жизненном цикле диплоидные формы с кокколитами, а гаплоидные — с органическими чешуйками. Некоторые примнезиофиты формируют цисты, изученные недостаточно. У *Prymnesium* это клетки овальной формы с широкой порой, которая, по-видимому, не закрыта пробкой.

Питание. Многие гаптофиты помимо *фототрофии* способны к *осмотрофному* и *фаготрофному* поглощению питательных веществ, таким образом, миксотрофия для них — обычное явление. Фаготрофия характерна для представителей, у которых отсутствуют кокколиты в оболочке, но имеется гаптонема.

Экология и значение. Большинство примнезиофитов обитает в морях, предпочитая открытые зоны, лишь немногие встречаются в пресных и солоноватоводных водоемах. Наибольшего биоразнообразия примнезиофиты достигают в водах, содержащих минимальное количество биогенов, субтропических океанических открытых водах, где встречаются даже на глубине более 200 м.

В водах полярных, субполярных, умеренных и тропических широт они могут играть значительную роль как продуценты первичной продукции, но уступают в этом динофитам и диатомовым. Они служат пищей различным морским животным (зоопланктону), являясь важным звеном морских пищевых цепочек.

В последние 150 млн лет примнезиофиты играют важную роль в глобальной биогеохимии. Возможно, это единственная современная группа водорослей, которая вносит наибольший вклад в циклы углерода и серы. На кокколитофориды приходится 25 % суммарного ежегодного вертикального транспорта углерода на дно океана. Известковыми панцирями современных и ископаемых кокколитофорид образованы пласты известняков, современные океанические отложения, а также многие породы на материках. Их мощность может достигать нескольких сотен метров. Ряд известняков, в частности мел, на 50—75 % состоит из кокколитов. Принимают участие примнезиофиты и в создании некоторых нефтяных отложений. Ископаемые кокколиты — хорошие стратиграфические маркеры. По их содержанию определяют геологический возраст пород.

Некоторые примнезиофиты играют отрицательную роль в природе. Так, виды, образующие кокколиты, участвуют в глобальном потеплении климата как ключевые элементы в глобальном балансе углекислого газа. Они могут вызывать «цветение» воды, которое из-за способности кокколитов отражать свет, называют «белым». Два вида (*E.huxleyi* — образует кокколиты, *Phaeocystis pouchetii* — отсутствуют кокколиты) формируют интенсивные океанические приливы, выделяя громадные количества диметилсульфидов, которые участвуют в образовании кислотных дождей.

Chrysochromulina polylepis может формировать токсичные морские приливы, вызывающие гибель рыб и беспозвоночных животных, в то время как *Prymnesium parvum* — причина токсичных приливов в солоноватых водах. Его токсины избирательно поражают жабродышащих животных, вызывая массовую гибель рыб, чем наносят серьезный ущерб аквакультуре. Токсичные вещества представляют собой смесь протеофосфолипидов, которые изменяют проницаемость мембран.

Эволюция и филогения. Примнезиофиты хорошо известны в ископаемом состоянии; их определяют благодаря прекрасно сохраняющимся известковым чешуйкам. Ископаемые кокколиты отмечены в мезозое и были обильны на протяжении большей части юры. Максимального разнообразия группа достигала в позднем мелу, после чего последовало резкое вымирание. В третичном периоде возникли новые формы, большинство которых сохранилось до настоящего времени. Однако палеонтологические данные не дают достаточной информации для построения филогенетического дерева примнезиофитов. К тому же плохо поняты современные виды, что затрудняет интерпретацию ископаемых находок. Вдобавок кокколиты в отложениях могут изменяться под воздействием окружающей среды.

В настоящее время полагают, что наиболее примитивными были двужгутиковые одноклеточные примнезиофиты с гаптонемой. От них затем произошли формы без гаптонемы или с редуцированной гаптонемой. Образование неминерализированных органических фибриллярных чешуек, вероятно, более древний признак для примнезиофитов. В таком случае возраст группы, по-видимому, должен быть старше, но ископаемые останки таких примитивных организмов не обнаружены.

Издавна примнезиофиты родственно связывали с золотистыми водорослями и рассматривали их в рамках последней группы. Действительно, на основании сходства в пигментном составе и строении хлоропластов гаптофиты близки к охрофитам, но ультраструктурные и молекулярные данные показывают, что они образуют отдельную самостоятельную ветвь. В филогенетических деревьях, построенных на анализе нуклеотидных последовательностей ряда генов, примнезиофиты формируют сестринскую ветвь к страминопилам, куда входят охрофиты (см. рис. 232). От охрофит их отличают: наличие гаптонемы; отсутствие жгутика с трехчастными мастигонемами; отсутствие опоясывающей ламеллы; аранжировка хлоропластной ДНК; положение аппарата Гольджи; отсутствие парабазального вздутия; наличие периферической эндоплазматической сети под плазмалеммой; тип митоза.

Разнообразие и систематика. Филогенетический анализ, проведенный на основе последовательности нуклеотидов гена, кодирующего малую субъединицу рРНК, подтверждает разделение примнезиофитовых на два класса: Prymnesiophyceae и Pavlovophyceae (B. Edvarsen et al., 2000).

Класс павловофициевые — Pavlovophyceae

Класс назван по типовому роду *Pavlova* (род назван в честь русской балерины Анны Павловой).

Общая характеристика

1. Почти исключительно монадные гетероконтные представители, жгутики прикреплены субапикально или почти латерально.

2. Гаптонема короткая, трудноразличимая при световой микроскопии.

3. Длинный жгутик часто может быть покрыт тонкими волосками или маленькими плотными тельцами, которые рассматриваются или как модифицированные чешуйки, или как видоизмененные волоски. Эти тельца обнаружены и на гаптонеме у *Pavlova lutheri*.

4. У некоторых представителей имеется глазок, расположенный внутри хлоропласта или вне его.

5. Клетки обычно не покрыты органическими чешуйками; если чешуйки встречаются, то они отличаются от чешуек примнезиофициевых.

6. Плазмалемма имеет удлиненное впячивание, которое формирует закрытый канал. Этот канал открывается около гаптонемы. Полагают, что этот канал нужен для удаления ненужного материала из клетки.

7. Митоз закрытый, центрами организации микротрубочек служат фибриллярный корешок длинного жгутика, нет кинетохоров.

8. Встречается своеобразный класс стеролов — павловолы, они полезны в распознавании источников органического материала в морских осаждениях.

9. Встречаются в планктоне морей, солоновато-водных и пресноводных водоемов.

Класс содержит один **порядок павловые — Pavlovales** с четырьмя родами.

Род павлова — Pavlova (см. рис. 222, *Б*) включает одноклеточных жгутиконосцев с короткой гаптонемой, способных при определенных условиях формировать пальмеллоидную стадию. Клетки при движении могут менять форму. Длинный жгутик покрыт частицами или тонкими волосками; около жгутиков расположена глоткоподобная зона; поверхность тела покрыта головчатыми или грибообразными структурами чаще, чем фибриллярными чешуйками. Глазок, если присутствует, то расположен вне пластиды. В клетках два париетальных хлоропласта лимонно-желтого цвета. Большинство представителей обитают в солоновато-водных условиях, но встречаются и в пресных озерах.

Класс примнезиофициевые — Prymnesiophyceae

Общая характеристика

1. Клетки почти изоконтные или изоконтные с гомодинамичными или гетеродинамичными апикальными жгутиками.

2. Гаптонема разной длины, но может и отсутствовать.

3. Органические чешуйки исходно плоские пластинчатые, затем могут приобретать сложные формы, у кокколитофорид формируются кокколиты.

4. В клетках обычно два хлоропласта.

5. Глазок отсутствует.

6. Митоз открытый.

7. Известны сложные жизненные циклы с чередованием гаплоидного и диплоидного поколений и нескольких альтернативных морфологических жизненных форм, заселяющих различные местообитания.

8. Встречаются в планктоне морей, солоновато-водных и пресноводных водоемов.

Порядок феоцистовые — Phaeocystales

Порядок включает единственный род — *Phaeocystis*.

Род феоцистис — Phaeocystis представлен одноклеточными жгутиконосцами с короткой гаптонемой и двумя типами органических чешуек. Жизненный цикл сложный, с подвижными и неподвижными стадиями (последние известны не у всех видов). Неподвижные стадии формируют колонии, в которых у клеток обычно отсутствуют гаптонема и чешуйки. Двужгутиковые клетки имеют крупные везикулы, внутри которых расположены 5 хитиновых нитей. При выделении нити раскручиваются и образуют 5-лучевую звезду (рис. 227). Функция хитиновых нитей не известна, тем не менее их рассматривают как возможные аналоги эжектосом криптомонад и трихоцист динофлагеллат. Хлоропласты париетальные, 1—4 на клетку. Виды рода способны формировать цветение в Северном море и других океанических водах умеренных широт. На долю *Phaeocystis* приходится 10 % глобального уровня диметилсульфидов в атмосфере.

Порядок примнезиевые — Prymnesiales

Подвижные одноклеточные представители с двумя более или менее равными жгутиками и хорошо развитой гаптонемой. Клетки покрыты чешуйками, от простых до сложных, редко чешуйки отсутствуют.

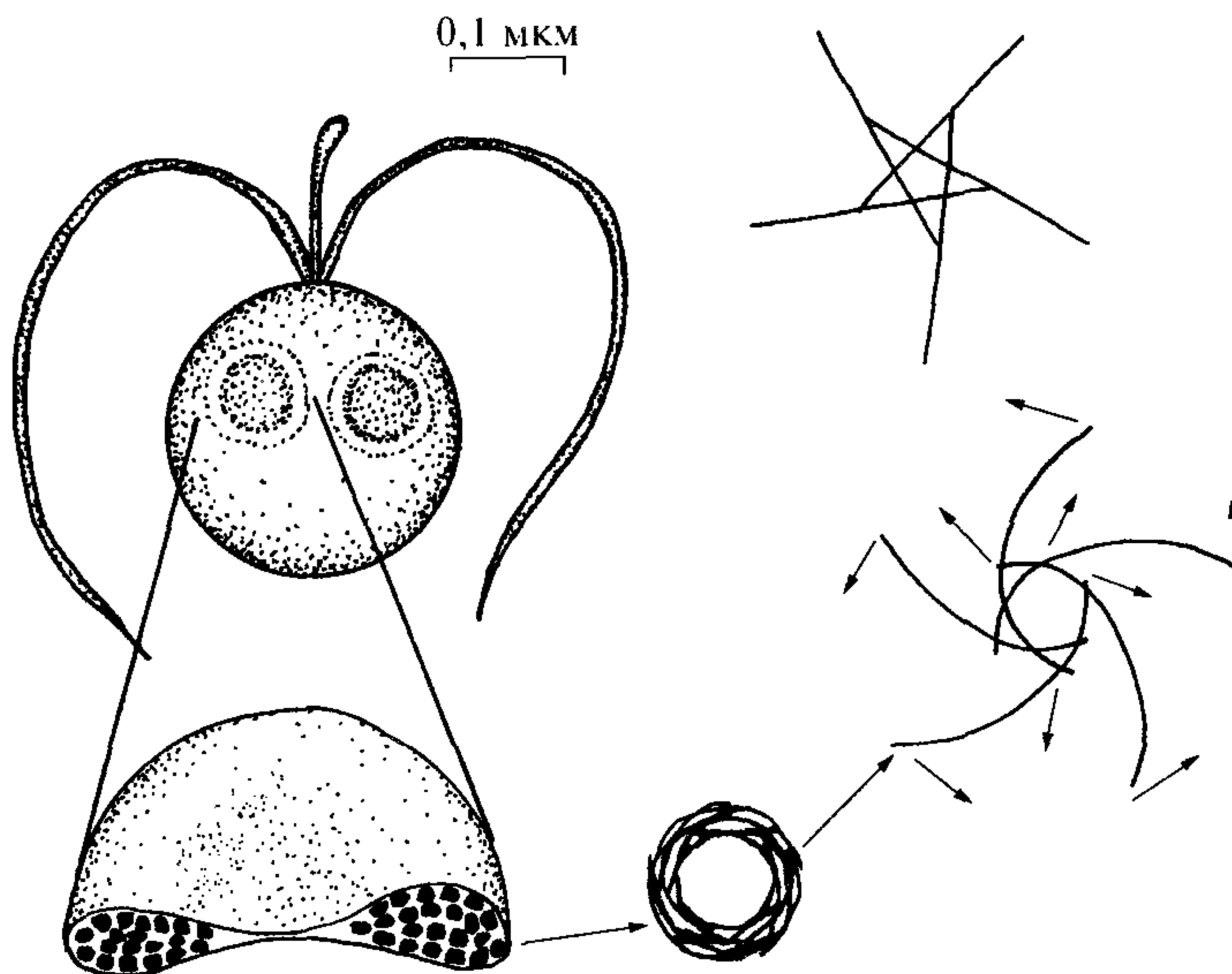


Рис. 227. *Phaeocystis globosa* (R. E. Lee, 1999).

Плавающая клетка с двумя вакуолями, содержащими скрученные хитиновые нити, которые распрямляются при выбрасывании из клетки, образуя 5-лучевую звезду

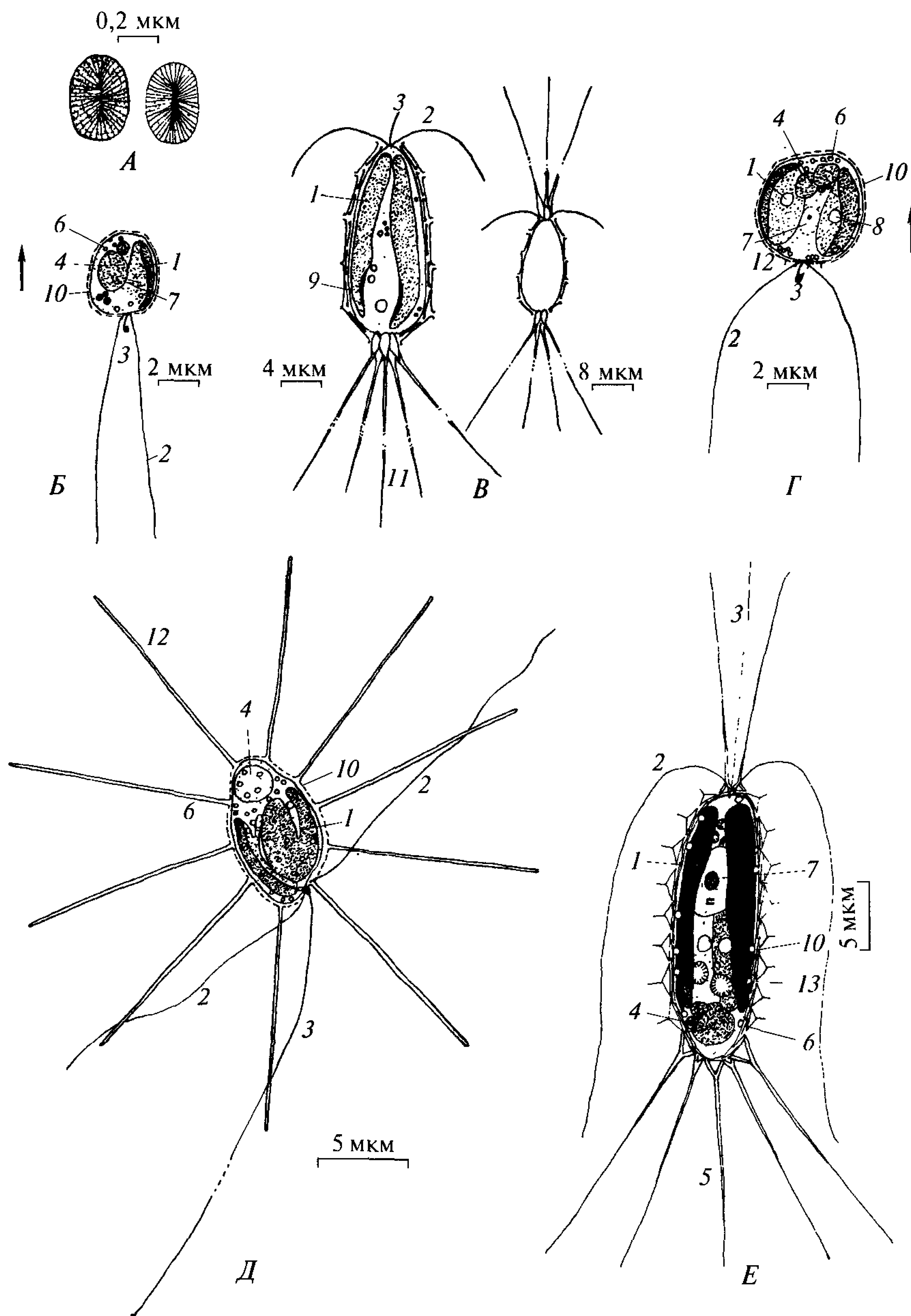


Рис. 228. Род *Chrysochromulina*:

А — маленькие плоские чешуйки *Chrysochromulina pringsheimii* (*слева* — вид сверху, *справа* — вид снизу); *Б* — *Ch. minor* (стрелкой показано направление движения); *В* — *Ch. parkae*, две формы; *Г* — *Ch. kappa* (стрелкой показано направление движения); *Д* — *Ch. ericina* (клетка с делящимся хлоропластом, жгутики в характерном положении у недвижущейся клетки); *Е* — *Ch. pringsheimii*, плавающая клетка (R.E.Lee, 1999): *1* — хлоропласт; *2* — жгутик; *3* — гаптонема; *4* — везикулы с хризоламинарином; *5* — чешуйки с длинным шипом; *6* — мукоцисты; *7* — ядро; *8* — пиреноид; *9* — плоская чешуйка; *10* — чешуйка; *11* — шип; *12* — чешуйка с шипом; *13* — чешуйка с маленьким шипиком

Род хризохромулина — Chrysochromulina (рис. 228) включает преимущественно морских жгутиконосцев, некоторые образуют амебоидные стадии. Жгутики у клеток одинаковой длины, гаптонема длинная, в клетках 2—4 золотисто-желтых хлоропласта. Многие виды миксотрофны, что, как полагают, способствует выживанию в условиях короткого освещения в полярных зонах. Поверх оболочки могут откладываться различные органические чешуйки. Размножаются делением пополам. Представители этого рода широко распространены по планете, как в полярных, так и в южных широтах. Некоторые морские виды образуют галактолипидные токсины, убивающие рыб. С рядом пресноводных видов связаны образование запаха у воды и гибель головастиков.

Род искусственный, и объем его в настоящее время пересматривается.

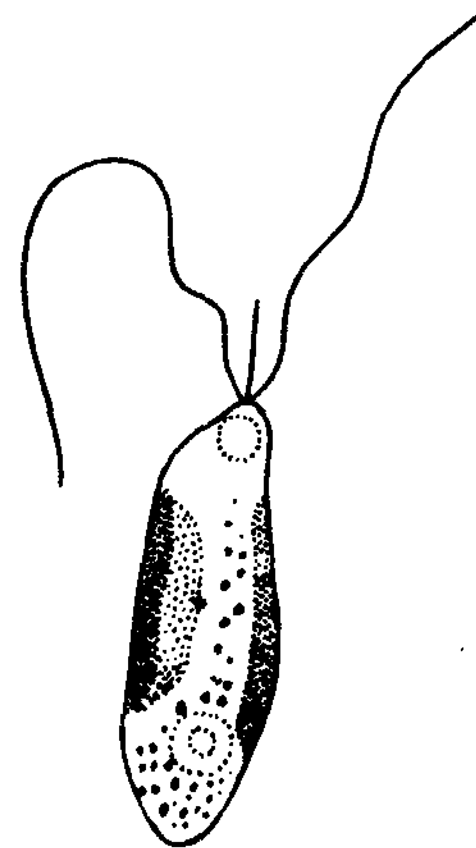


Рис. 229. *Prymnesium*: внешний вид

Род примнезиум — Prymnesium представлен одноклеточными жгутиконосцами, покрытыми органическими чешуйками с короткой гаптонемой (рис. 229). Представители устойчивы к широкому диапазону солёности. Некоторые образуют галактолипидные токсины, вызывающие гибель рыб.

Порядок изохризидовые — Isochrysidales

Клетки со жгутиками одинаковой длины, гладкими, направленными вперед. Гаптонема сильно редуцирована. Тело покрыто мелкими овальными орга-

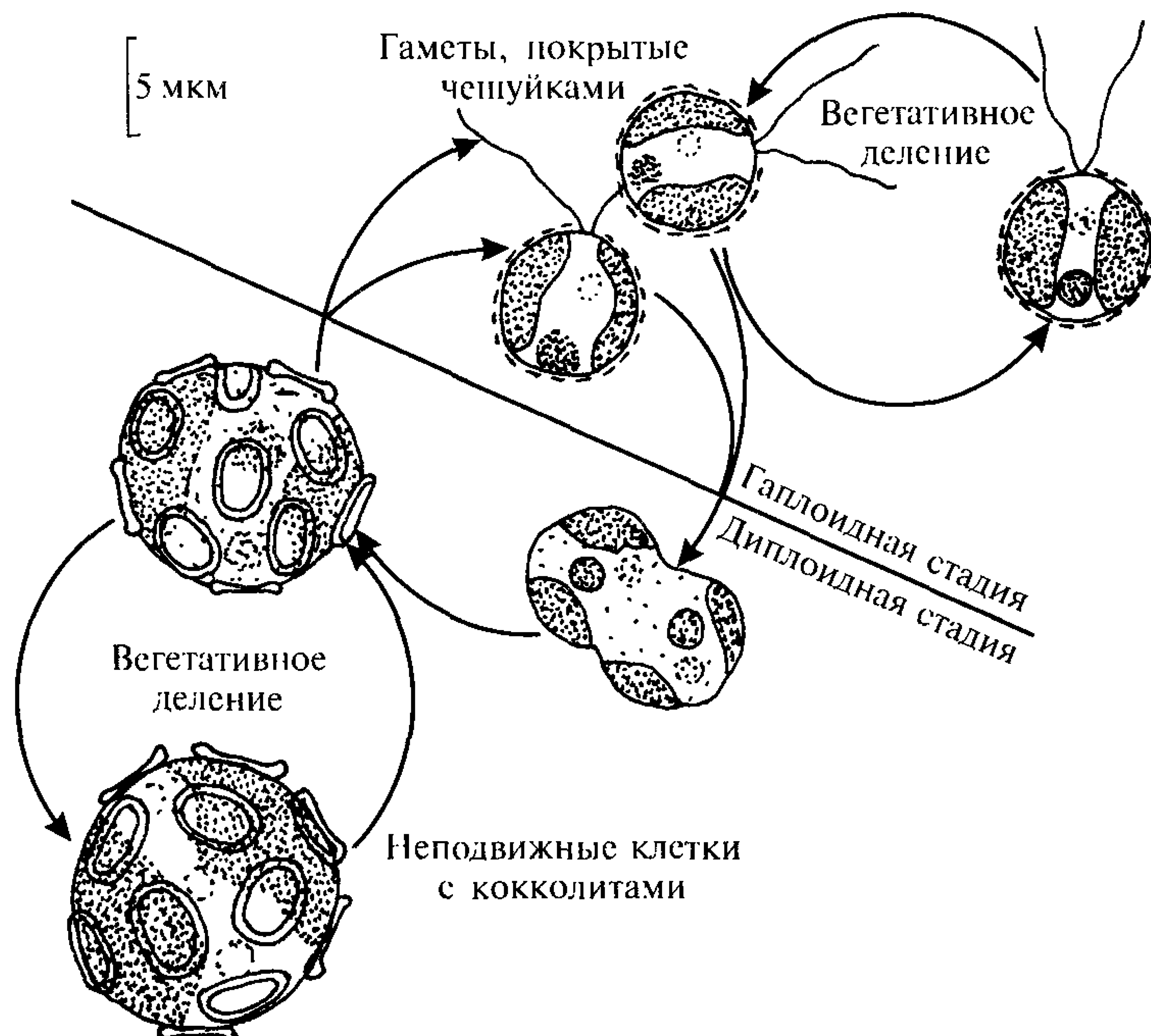


Рис. 230. Возможный жизненный цикл *Emiliania huxleyi* (R. E. Lee, 1999)

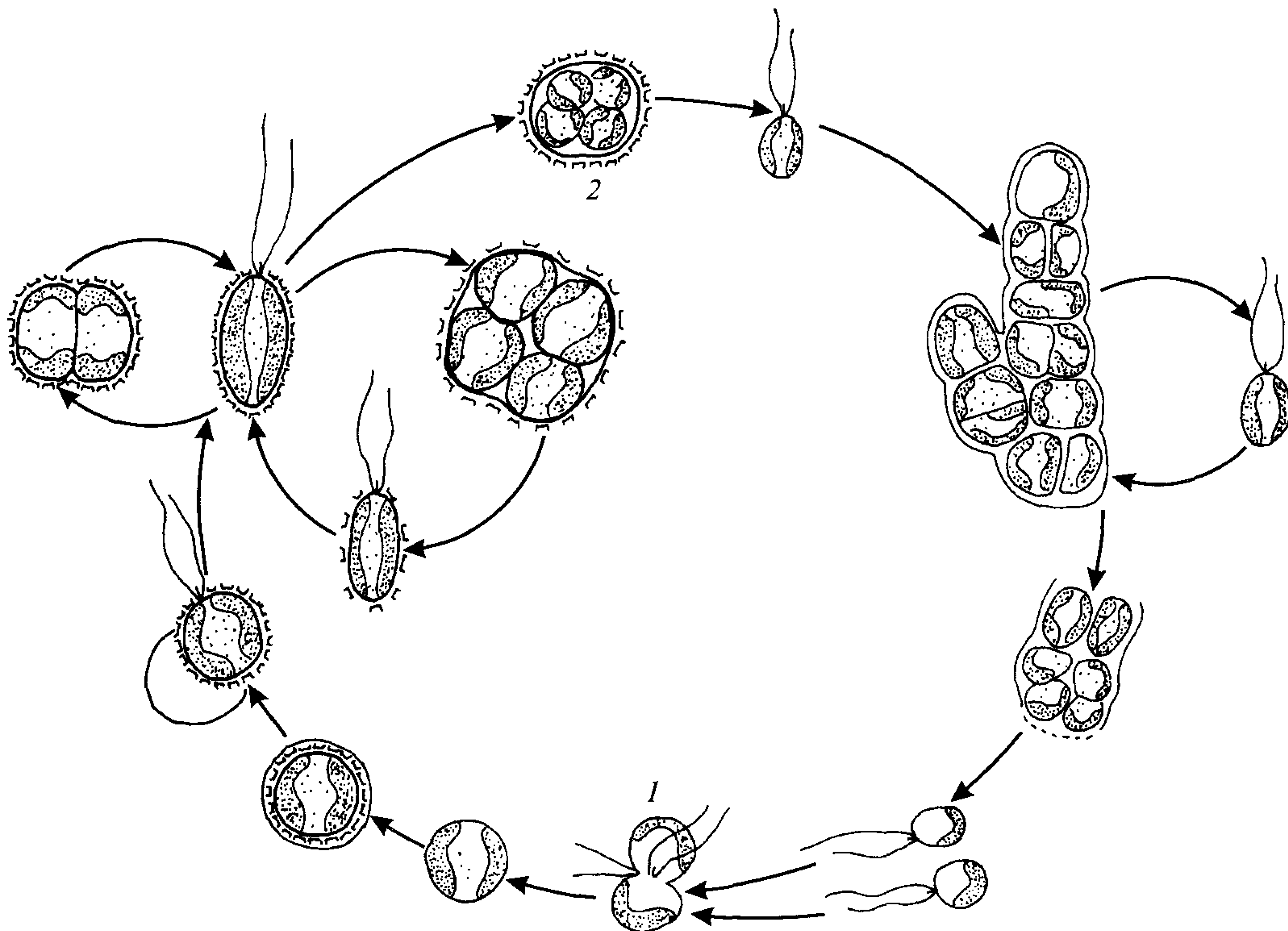


Рис. 231. Жизненный цикл *Pleurochrysis* (A. South, A. Wittick, 1987):
1 — оплодотворение; *2* — редукционное деление

ническими чешуйками, неподвижные представители иногда с кокколитами. Преимущественно морские представители.

Род эмилиания — Emiliania включает организмы трех типов: неподвижные с кокколитами, голые неподвижные клетки и подвижные жгутиковые клетки с органическими чешуйками и без гаптонемы; диаметр клеток 5—7 мкм. Все эти клетки способны размножаться вегетативно (рис. 230). Обитают в широком температурном диапазоне (1—30 °С), при большом содержании питательных веществ и солёности; встречаются на глубине 200 м. Вызывают «цветение воды» на громадных площадях, которые можно обнаружить из космоса.

Порядок кокколитовые (кокколитофориды) — Coccolithales (Coccolithophorales)

Гаптонема короткая или отсутствует. Сложная корешковая система жгутиков. В переходной зоне жгутиков часто присутствует переходная спираль. Многие имеют гетероморфный жизненный цикл. Исключительно морские виды.

Род плеврохризис — Pleurochrysis представлен одноклеточными морскими жгутиконосцами 5—10 мкм в длину с одинаковыми жгутиками и короткой гаптонемой. Для одного вида описана нитчатая бентосная стадия, у которой отсутствуют кокколиты (рис. 231). Имеют несколько слоев органических чешуек между мембраной клетки и слоем кокколитов. Клетки содержат два коричневых хлоропласта, каждый с пиреноидом.

ЦАРСТВО СТРАМИНОПИЛЫ — STRAMINOPILA

Название «страминопилы» происходит от двух греческих слов: *stramen* — соломина, полая трубочка, *pila* — волосок.

Страминопилы — разнообразная, но филогенетически единая группа (рис. 232), поэтому в последнее время их рассматривают в статусе отдельного царства. Страминопилы определяются (Leipe et al., 1994) как «протисты с трехчастными мастигонемами на жгутиках и с трубчатыми митохондриальными кристами или протисты, произошедшие от таких организмов». Помимо этих гликопротеиновых, обычно трехчастных мастигонем (которые обязательны) у страминопил (хотя и не только у них) часто встречаются и другие особенности: субапикальные или боковые гетероморфные жгутики, из них передний чаще более длинный (если жгутик один, то он с мастигонемами); клеточная стенка целлюлозная (иногда с отложениями кремния); запасной продукт — β-1-3-глюкан. У фотосинтезирующих представителей весь хлоропластный геном собран в виде кольца; имеются хлорофиллы *c* (в виде нескольких форм) и хлорофилл *a*; хлорофилл *b* отсутствует; имеются характерные каротиноидные пигменты; в хлоропластах ламеллы состоят из трех тилакоидов, есть опоясывающая ламелла; оболочка хлоропласта включает две дополнительные мембраны хлоропластной эндоплазматической сети (внешняя мембрана несет рибосомы; если хлоропласт расположен рядом с ядром, то наружная мембрана ядра переходит в наружную мембрану хлоропластной эндоплазматической сети).

Фотосинтезирующие страминопилы относят к отделу охрофита —

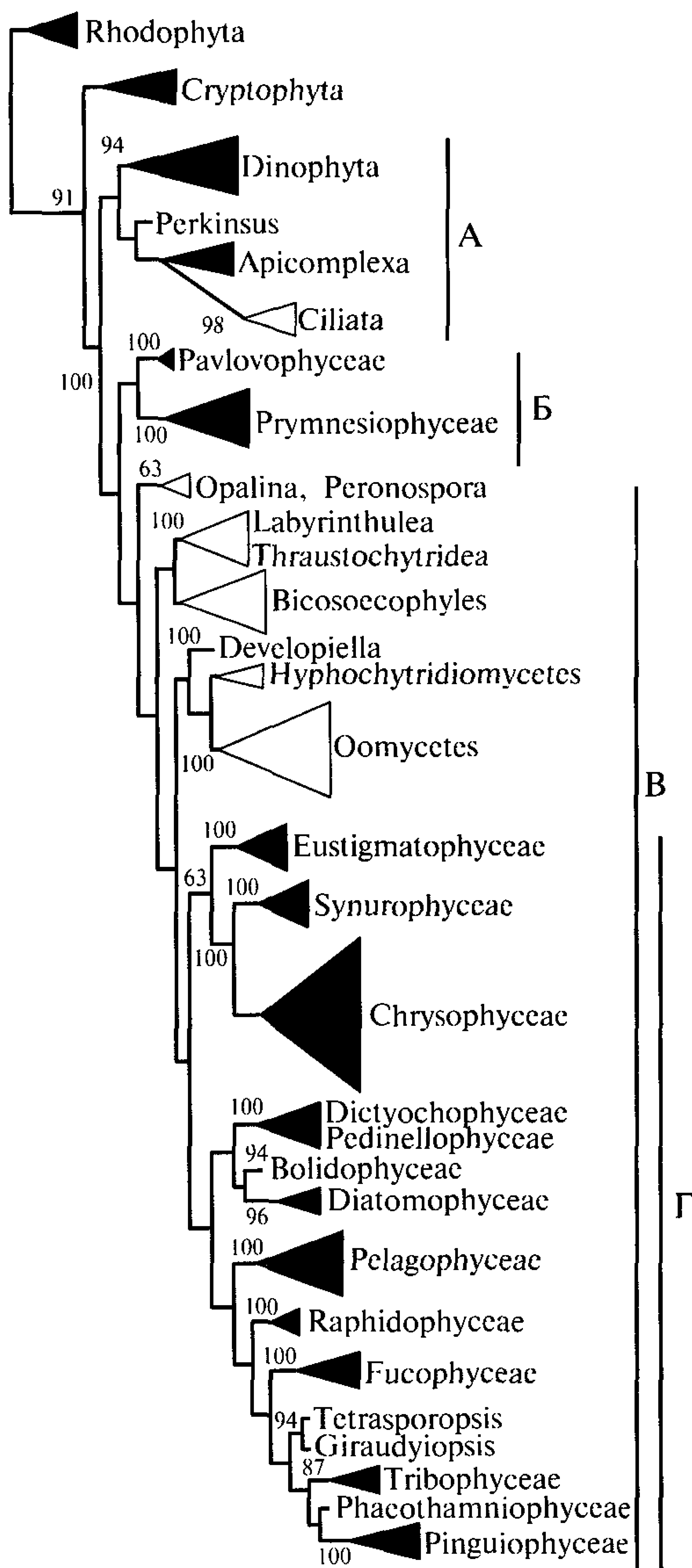


Рис. 232. Дерево, построенное на комбинировании трех деревьев (нуклеотидных и аминокислотных) генов SSU rRNA и *rbc*L (R.A.Andersen, 2004):

А — альвеоляты; *Б* — примнезиофиты; *В* — страминопилы; *Г* — охрофиты; темными треугольниками отмечены группы с фотосинтезирующими представителями

Ochrophyta (другие названия этой группы — хромофитные водоросли, хромофиты, охриста, автотрофные страминопилы или страминохромы, гетероконтофиты (в узком смысле — по C. Hoek van den et al., 1995)). В группу охрофит в настоящее время относят классы: Bacillariophyceae, Bolidophyceae, Chrysomerophyceae*, Chrysophyceae, Dictyochophyceae (силикофлагелляты), Eustigmatophyceae, Fucophyceae (Phaeophyceae), Pedinellophyceae, Pelagophyceae, Phaeothamniophyceae, Pinguiophyceae, Raphidophyceae, Schizocladophyceae*, Synurophyceae, Tribophyceae (Xanthophyceae); отмеченные звездочкой классы в данном пособии не рассматриваются). В группу страминопил помещают также «псевдогрибы», такие как оомицеты и гифохитридиомицеты. Помимо этого сюда относят простейших, таких как лабиринтулиды (включая траустохитриевые), ранее относимые к грибам, и бикозоециды (некоторые авторы рассматривали эту группу ранее как гетеротрофные золотистые водоросли).

Присутствие в рамках данного царства авто- и гетеротрофных форм не раз ставило вопрос о том, какие из них были первичны. Ответ был получен только при использовании молекулярно-биологических методов. Было показано, что страминопилы возникли как гетеротрофная группа. Далее от общего ствола отделилась ветвь (см. рис. 232), позднее приведшая к «грибоподобным протистам», лабиринтулидам и бикозоецидам (в ряде исследований полагают, что последняя группа могла выделиться до момента разделения на авто- и гетеротрофов). Предок второй группы получил хлоропласт в результате вторичного симбиоза с клеткой красной водоросли. Внутри ветви уже автотрофных организмов хлоропласты могли утрачиваться, и не один раз. Методами молекулярной филогении было подтверждено также, что примнезиофиты наиболее близки к страминопилам.

Отдел оомикота — Oomycota

Общая характеристика

1. Вегетативное тело у подавляющего большинства — хорошо развитый, но большей частью несептированный мицелий, у немногих — ризомицелий.

2. Бесполое размножение осуществляется зооспорами с двумя или (реже) одним передним жгутиком. У наиболее прогрессивных форм зооспорангий отрывается от места образования целиком и, не дифференцируясь на зооспоры, прорастает в гифу.

3. Половой процесс — изогамия или своеобразная оогамия, при которой содержимое антеридия не дифференцируется на гаметы.

4. Таксон включает около 700 видов. По способу питания — сапротрофы и паразиты, некоторые имеют большое экономическое значение. В некоторых группах четко прослеживается выработка приспособлений, связанных с переходом к наземной жизни.

Класс гифохитриомицеты — Hyphochytriomycetes (Hyphochytrida)

Гифохитриевые — наиболее примитивные представители подотдела, составляющие небольшую (около 30 видов), мало изученную группу. Большинство из них — паразиты пресноводных и морских водорослей, водных грибов

и беспозвоночных животных, немногие живут как сапротрофы на растительных и животных остатках в воде и в почве.

Вегетативное тело у большинства — одиночные клетки, иногда голые, у многих развивается ризомицелий. Бесполое размножение зооспорами; половой процесс различного типа — гаметогамия или хологамия. Наиболее характерная отличительная черта — наличие у подвижных стадий одного перистого жгутика на переднем конце (как у подвижных стадий Eustigmatophyceae и диатомей).

Класс оомицеты — Oomycetes

В отличие от предыдущего класса этот класс представлен формами с хорошо развитым мицелием, сложенным из многоядерных, лишенных перегородок гиф с неограниченным верхушечным ростом и значительной самостоятельностью частей, так что отдельный кусок гифы обычно легко регенерирует. Бесполое размножение зооспорами, но у некоторых видов порядка Peronosporales (у одних иногда, у других всегда) зооспорангий, не дифференцируясь на зооспоры, прорастает сразу в гифу, т.е. функционирует как конидия. Половой процесс — своеобразная оогамия, при которой антеридий не дифференцирует свое содержимое на гаметы. Большинство семейств представлено обитателями водной среды, но есть и наземные формы. Сапротрофы и паразиты, причем освоение вневодных местообитаний в значительной степени сочеталось здесь с приспособлением к паразитизму.

Порядок сапролегниевые — Saprolegniales

Порядок включает около 100 видов. Вегетативное тело хорошо развито и состоит из ветвящихся толстых свободных гиф и более тонких ризоидов, отходящих от их основания и внедряющихся в субстрат (по общему строению соответствует представителям порядка Monoblepharidales из хитридиомицетов). Контуры свободных гиф ровные. В оболочке всегда имеется целлюлоза. На свободных концах гиф развиваются зооспорангии, оогонии и антеридии. Зооспоры привлекаются продуктами разложения субстратов (хемотаксис) и развиваются на субстрате в мицелий, который через 3—4 дня становится заметным в виде пушка. При неблагоприятных условиях гифы образуют *геммы* — неправильной формы хламидоспоры с густым содержимым и плотными оболочками. Они служат для сохранения вида и вегетативного размножения.

В оогониях, имеющих шаровидную форму, имеется в основном несколько яйцеклеток. На образование их идет все содержимое оогония. Антеридии — в виде тонких цилиндрических клеток. Вся последовательность формирования половых органов и полового процесса направляется рядом половых гормонов, поочередно выделяемых партнерами в окружающую среду.

Половые стадии у сапролегниевых, как и у представителей порядка пероноспоровые, в целом достаточно сходны, основные различия касаются бесполых спороношений.

Сапролегниевые — преимущественно водные сапротрофы. Некоторые паразитируют на икре рыб и лягушек, на рыбах, беспозвоночных животных, на

морских и пресноводных водорослях, водных грибах, корнях высших наземных растений. Многие из них весьма распространены в пресных водоемах средней полосы России.

Если бросить в сосуд с прудовой водой трупы мух, куколки муравьев, семена конопли (лучше предварительно раздавленные) или подвесить на ниточке куски белка из вареного куриного яйца, то через несколько дней вокруг них может развиться белый пушок какого-либо из сапролегниевых грибов. В субстрат внедряются более тонкие ризоидальные гифы, а пушок состоит из более толстых, слабо ветвящихся гиф.

Широко распространены виды рода сапролегния (*Saprolegnia*). К его особенностям относятся явления дипланетизма и диморфизма. Из булавовидного или цилиндрического зооспорангия (рис. 233, *А*), развивающегося на свободном конце гифы и отделяющегося от него перегородкой, выходят грушевидные зооспоры с двумя жгутиками на переднем конце (рис. 233, *Б*). Поплавав некоторое время (примерно 30 мин), они останавливаются и инцистируются, а затем одеваются оболочкой. Из оболочки выходит почковидная зооспора с двумя боковыми жгутиками. Она относительно долго плавает, затем садится на субстрат и прорастает в гифу.

Понятия «дипланетизм» и «диморфизм» иногда трактуют как синонимы. Однако под дипланетизмом следует понимать способность зооспор инцистироваться и снова прорастать в виде подвижной стадии, а под диморфизмом — способность менять ориентацию жгутиков. У некоторых видов этого рода инцистирование с последующим прорастанием очередной зооспорой может повторяться несколько раз (полипланетизм); расположение жгутиков при этом меняется только один раз.

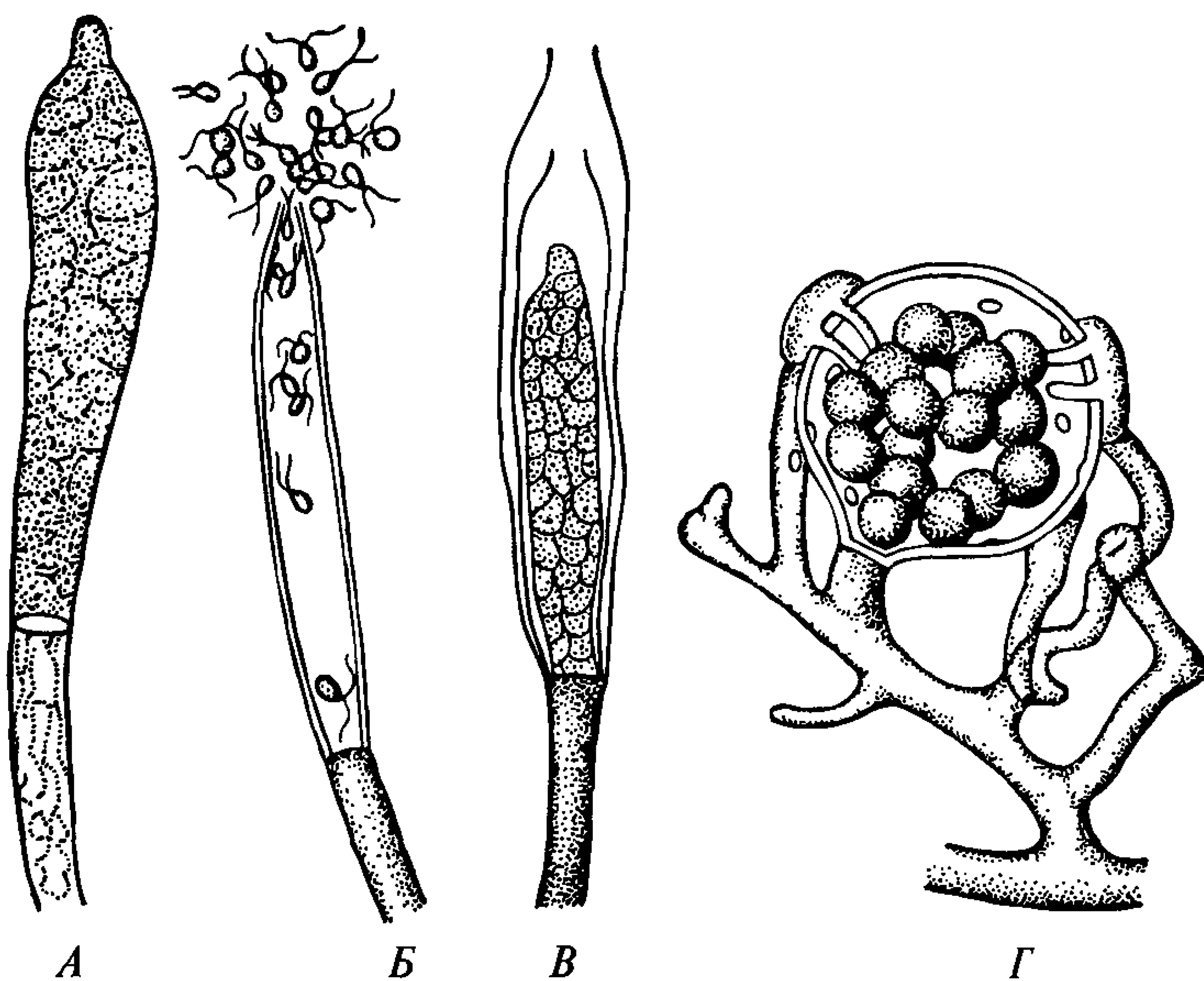


Рис. 233. *Saprolegnia*:

А — незрелый зооспорангий; *Б* — выход зооспор; *В* — пролиферация зооспорангия; *Г* — оплодотворение (оогоний и два антеридия)

После освобождения зооспорангия от зооспор может происходить его пролиферация: в пустую оболочку старого зооспорангия врастает новый. Обычно это повторяется несколько раз (рис. 233, *В*).

При половом процессе образуются оогонии, как правило, шаровидные, отделяющиеся перегородкой (рис. 233, *Г*). У большинства видов оогонии содержат несколько яйцеклеток, у немногих яйцеклетка одна.

Вся последовательность формирования половых органов и полового процесса в целом направляется рядом половых гормонов, поочередно выделяемых партнерами в окружающую среду.

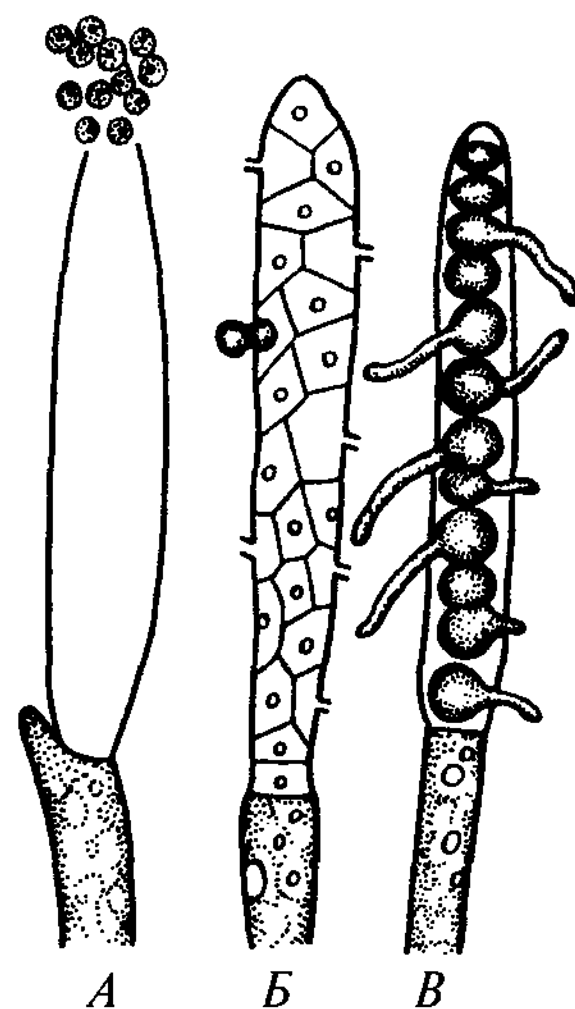


Рис. 234. Зооспорангии *Saprolegniales*:

А — *Achlya*; *Б* — *Dictyuchus*; *В* — *Aplanes*

Род Achlya отличается тем, что зооспоры уже в зооспорангии становятся почковидными, а новые спорангии развиваются не внутри старых, как у сапролегний, а рядом с ними, т.е. симподиально (рис. 234, *А*). Виды этого рода могут также вызывать поражения разных животных, обычно ослабленных.

У видов ***рода Pythiopsis*** имеются только грушевидные зооспоры.

У видов ***рода Dictyuchus*** зооспоры одеваются оболочкой еще до выхода из зооспорангия, и каждая зооспора выходит через свое отверстие для почковидной. Оболочки остаются внутри зооспорангия в виде сеточки («сетчатый зооспорангий») (рис. 234, *Б*).

Некоторые виды сапролегниевых (так называемые апланетические) вообще никогда не образуют зооспор. Так, у видов ***рода апланес (Aplanes)*** неподвижные споры образуются в спорангиях, внешне напоминающих обычные для сапролегниевых зооспорангии. Однако споры не выходят наружу, а прорастают гифами прямо через стенки спорангия (рис. 234, *В*).

У видов ***рода Brevilegnia*** и еще некоторых других зооспор нет, а спорангии разламываются и прорастают гифами.



Рис. 235. Рыба, пораженная сапролегниевым грибом

Несмотря на то что сапролегниевые — преимущественно сапротрофы и паразиты на ослабленных хозяевах, значение их может быть достаточно велико. В аквариумах и водоемах со слабо аэрируемой водой они могут массово развиваться на икре рыб, мальках и взрослых ослабленных или пораненных рыбах, вызывая их гибель (рис. 235).

Некоторые виды этих грибов могут массово поражать ракообразных, моллюсков, губок, коловраток. Так, летом 1950 и 1951 гг. наблюдалось массовое поражение планктонного рачка *Euritemora hirundoides* грибом *Leptolegnia baltica* у шведского побережья Ботнического залива Балтийского моря. В результате резко снизился промысел сельди, для которой этот рачок служит основной пищей.

В условиях влажной почвы многие растения поражаются «корнеедом», вызываемым видами ***рода Aphanomyces***, развивающимися преимущественно в области корневой шейки. Особенно страдают проростки свеклы, люцерны, гороха и некоторых других культурных растений.

Порядок лептомитовые — Leptomitales

Вегетативное тело лептомитовых по общему сложению напоминает формы из порядка Blastocladiales (из хитридиомицетов, см. ниже). У некоторых имеется дифференцировка на осевую часть в виде толстого цилиндра и отходящие от ее вершины свободные гифы, как у видов ***рода Blastocladia***. У других представителей порядка такой дифференциации нет, но гифы снабжены перетяжками. Характерны отчетливые шаровидные структуры — целлюлиновые гранулы, состоящие главным образом из хитина. У некоторых видов отмечено большое количество хитина в клеточных стенках. В сужениях гиф часто имеются пробки. В отличие от других оомицетов представители Leptomitales обладают ограниченной способностью использовать аммоний в качестве источника азота.

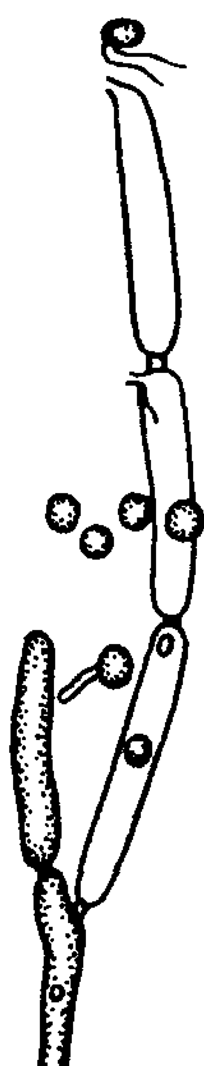


Рис. 236. *Leptomitus*. Внешний вид таллома

При бесполом размножении образуются терминальные зооспорангии, из которых выходят зооспоры. У некоторых видов отмечался диппланетизм.

В оогонии почти всегда одна яйцеклетка, причем у некоторых видов на ее образование идет все содержимое оогония.

У видов ***рода Leptomitus*** гифы ветвятся без особенной правильности и характеризуются перетяжками, расположенными на небольших и более или менее одинаковых расстояниях друг от друга.

В сточных водах бывает весьма распространен вид *L. lacteus*. Наличие этого организма в воде свидетельствует о последней стадии загрязнения. Из конечных участков тонкого мицелия или из участков гиф на его протяжении образуются удлиненные зооспорангии, иногда один за другим (рис. 236). Половой процесс у этого гриба неизвестен. При обильном развитии мицелия *L. lacteus* забивает водоочистные сооружения, орудия ловли рыб и т. п.

Порядок рипидиевые — Rhipidiales

Талломы рипидиевых вздутые и удлиненные, моноцентрические, с ризоидами, прикрепляющими их к субстрату. Представители этого порядка обитают в водах с малым содержанием кислорода (стоячих, загрязненных).

Бесполое размножение — зооспорами, образующимися в терминальных зооспорангиях, имеющих форму от грушевидной до цилиндрической. Встречаются крышечки. У некоторых видов зооспоры могут выходить из зооспорангия в общем пузыре. При половом размножении в оогонии образуется только одна ооспора, вокруг которой остается периплазма.

Виды ***рода Rhipidium*** развиваются на поверхности разлагающихся плодов в воде, часто вместе с грибами из порядков Blastocladiales и Monoblepharidales, и имеют с ними некоторое внешнее сходство (рис. 237).

Aqualinderella fermentans — уникальный организм среди свободноживущих грибов. Это факультативный анаэроб, облигатно вызывающий брожение: хотя он и переносит присутствие кислорода, но не способен к окислительному метаболизму. Цитохромов и митохондрий обнаружить не удалось. Гриб может расти в культуре, но нужны специальные методики для удаления избытка образуемой им молочной кислоты. Ооспоры образуются партеногенетически.

Порядок пероноспоровые — Peronosporales

Для пероноспоровых характерна эволюция бесполых спороношений от типично спорангиальных к конидиальным, что самым тесным образом связано с переходом от водного образа жизни к наземному. Одновременно у них происходит переход от сапротрофного образа жизни к типично паразитическому.

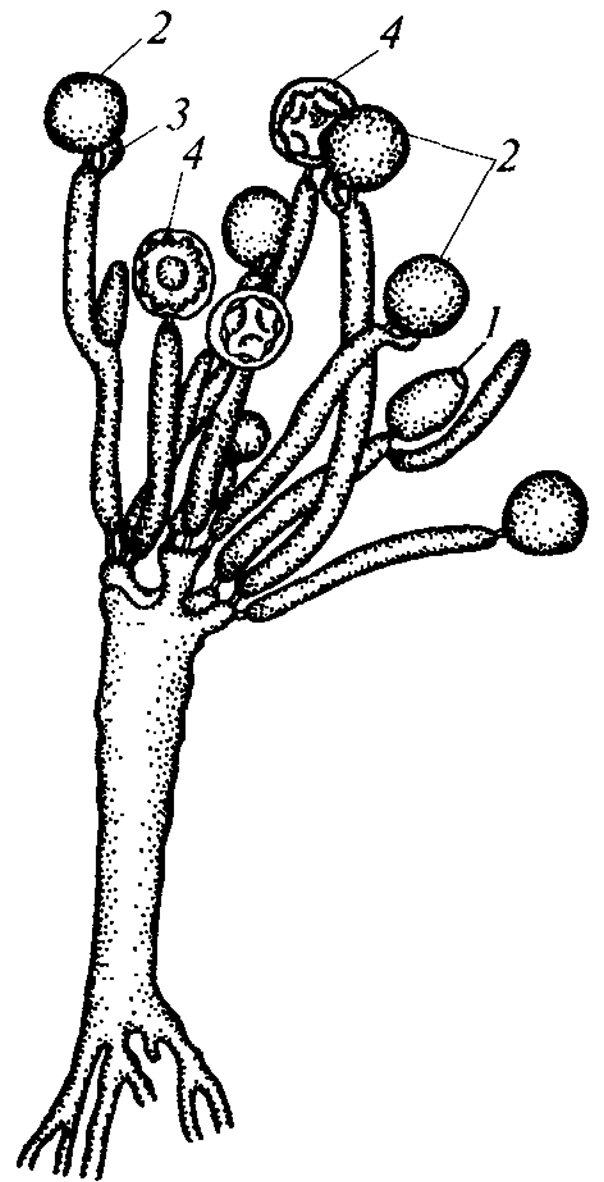


Рис. 237. *Rhipidium*. Таллом с зооспорангиями (*1*), оогониями (*2*), антеридиями (*3*) и зиготами (*4*)

У наиболее примитивных пероноспоровых — обычно обитателей водной среды — образуются зооспорангии, из которых выходят зооспоры с двумя жгутиками, расположенными сбоку. У более высокоорганизованных организмов, паразитов наземных растений, появляется способность к отрыву зооспорангия целиком. Следующий этап — появление у целиком отрывающихся зооспорангиев способности прорастать не только зооспорами, но и в гифу (т.е. функционировать как конидия). Наконец, у наиболее высоко организованных представителей этого порядка спорангий никогда не функционирует, а всегда прорастает в гифу (т.е. окончательно превращается в конидию).

Представители ***рода Pythium*** (свыше 200 видов) — в большинстве своем водные сапротрофы или факультативные паразиты на водорослях. Некоторые паразитируют на наземных растениях, но особенно развиваются при повышенной влажности. Гифы мицелия отчасти внедряются в субстрат

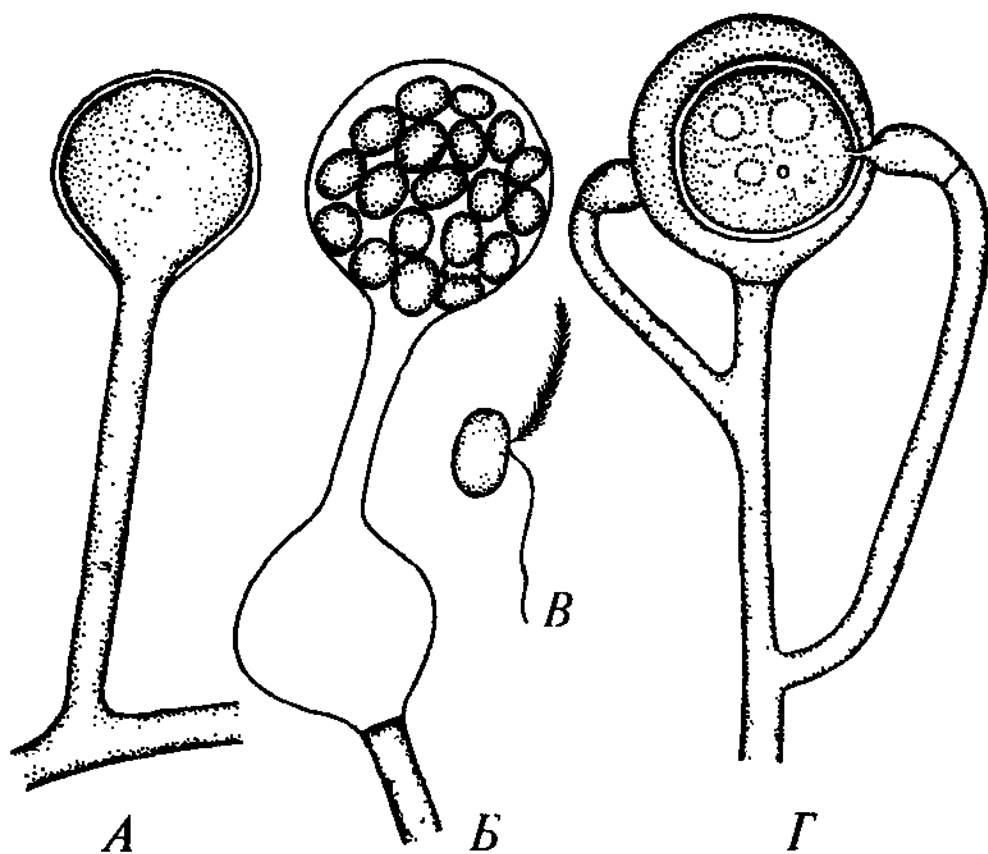


Рис. 238. *Pythium debaryanum*:

А — молодой зооспорангий; *Б* - прорастание зооспорангия пузырем; *В* — зооспора; *Г* — половой процесс (оогоний с яйцеклеткой и два антеридия)

или идут вне его. На мицелии развиваются зооспорангии, оогонии и антеридии (рис. 238, *А*, *Г*). Шаровидные или грушевидные зооспорангии отделены перегородками от несущих гиф. Они образуются одиночно или цепочками на кончиках мало дифференцированных простых или симподиально ветвящихся спорангиеносцев. При прорастании зооспоры выходят, как правило, все вместе внутри общего пузыря и уже оттуда перемещаются в разные стороны. Имеются половые органы обычного для всех пероноспоровых типов.

Вид *P. debaryanum** широко распространен в воде (особенно в пене), а также в почве, как сапротроф и паразит на корнях сеянцев самых разных растений: деревьев, свеклы, салата, капусты, редиса, огурцов, табака, кукурузы и многих других. Вызываемое им заболевание «корнеед» по симптомам похоже на «черную ножку» при поражении грибами из рода *Olpidium* (из хитридиомицетов — см. т. 1). Известны массовые случаи поражения сеянцев хвойных пород.

Ряд форм паразитирует на высших растениях и становится причиной заболеваний, известных под названием «ложная мучнистая роса».

Род Phytophthora (рис. 239) отличается симподиально ветвящимися спороносными структурами — спорангиеносцами, выходящими через устьица на пораженной части растения. Спорангиеносцы, имеющие неограниченный рост, не прекращающийся после формирования очередного спорангия, пучками высовываются из устьиц на нижней стороне листа. Спорангии лимоновидные, расположенные на концах спорангиеносцев. Вегетативный мицелий находится в межклетниках растения-хозяина, давая в клетки гаустории. Спорангии всегда отваливаются целиком. В сухую погоду они прорастают ростковой гифой (т.е. функционируют как конидии), а при влажной погоде и пониженных температурах — зооспорами.

Виды этого рода — широко распространенные паразиты многих высших растений.

Совершенно особое значение для человека имеет *Ph. infestans* (картофельный гриб) — возбудитель фитофтороза картофеля и других пасленовых. Он был завезен в Европу из Америки в 30-х гг. XIX столетия и вскоре вызвал массовые поражения (панфитотии) картофеля в некоторых странах, особенно в Ирландии, где от голода умерло около миллиона жителей, а еще около двух миллионов вынуждены были покинуть свою родину. Ни один гриб не

* В настоящее время считается, что *P. debaryanum* — «сборный» вид, объединяющий целую группу вполне самостоятельных видов.

Рис. 239. *Phytophthora infestans*:

А — пораженный лист картофеля; *Б* — конидиеносец; *В* — пораженные клубни (внешний вид и разрез)



оказал столь огромного влияния на судьбы человечества, как *Ph. infestans*. В Германии в 60-е годы XIX в. активно рассматривался вопрос о запрете возделывания картофеля, так как считалось, что весь урожай все равно погибнет от фитофторы. В настоящее время разработана система борьбы с этим патогеном, но до сих пор потери от него могут быть значительны.

Мицелий гриба идет преимущественно по межклетникам, а в клетки внедряет гаустории. Пораженные участки быстро отмирают, и на листьях появляются бурые пятна отмершей ткани (рис. 239, *А*). По краю такого пятна с нижней стороны листа бывает хорошо заметен, особенно во влажную погоду, беловатый пушок — скопление спорангиеносцев (конидиеносцев), высовывающихся пучками из устьиц. Они симподиально ветвятся и несут лимоновидные зооспорангии (рис. 239, *Б*), которые, отваливаясь целиком, переносятся на новый лист или с дождевой водой попадают через почву на клубни. Образование спорангиеносцев, прорастание зооспорангиев («конидий») и заражение растений происходят главным образом ночью или под утро. В дождливую погоду и при обильных росах и туманах заболевание принимает массовый характер. Массовое заражение клубней наблюдается преимущественно при уборке картофеля: на клубнях появляются капли свинцово-серого цвета (рис. 239, *В*). Хранение плохо просушенных клубней при повышенной влажности и температуре приводит к развитию гнили. Паразит стимулирует амилазу клубня, и крахмал переходит в сахар. На зараженных клубнях обильно развиваются бактерии, и гниль из сухой переходит в мокрую.

Ооспоры встречаются редко: для их образования у этого гетероталличного гриба необходимо присутствие штаммов обоих типов спаривания.

Из других видов большое значение имеет *Ph. cambivora* — возбудитель «чернильной болезни» каштанов в южной части Европы. У зараженных деревьев разрушается камбий. Они выделяют черную жидкость, похожую на чернила, и гибнут через 2—3 года после заражения. Поражаются тропические и субтропические растения: грецкий орех, пробковый дуб, хинное дерево и др.

Род Plasmopara характеризуется тем, что спороносные структуры (спорангиеносцы) имеют моноподиальное ветвление, а боковые веточки отходят от ствола под прямым углом и заканчиваются зубцами, на концах которых сидят спорангии (рис. 240, *А*). У разных видов они могут прорастать либо зооспорами (в капле воды), либо голым комочком плазмы (при повышенной влажности воздуха), либо сразу мицелием. Образование оогониев и антеридиев наблюдается редко, при оплодотворении формируется одна ооспора — с толстой гладкой или складчатой коричневой оболочкой.

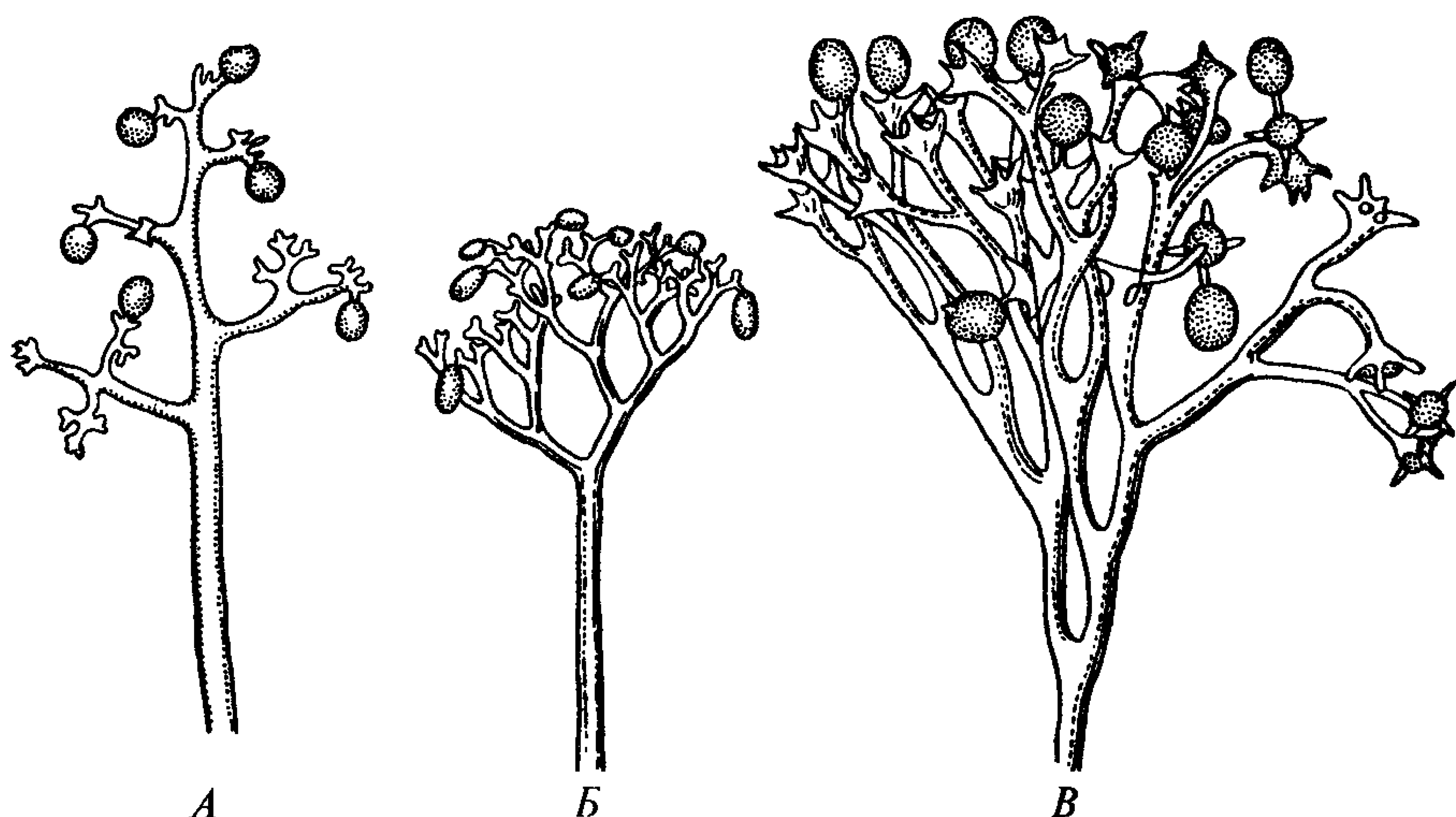


Рис. 240. Конидиеносцы Peronosporales:
А — Plasmopara; *Б — Peronospora*; *В — Bremia*

Из этого рода наиболее важен вид *P. viticola*, паразитирующий на виноградной лозе и вызывающий заболевание, известное под названием «мильдью». В 1878 г. этот гриб был завезен в Европу из Америки. Поражаются листья, усики и ягоды, а грибница может заходить в почву, где и зимует. Спорангиеносцы выходят целыми пучками из устьиц и несут многочисленные спорангии, которые переносятся на соседние растения и таким путем осуществляют распространение гриба в течение лета. К осени в ткани пораженного растения образуются многочисленные ооспоры, опадающие вместе с листьями. Следующей весной, после сгнивания листьев, ооспоры прорастают. Из каждой споры развивается спорангиеносец со спорангиями. Спорангии переносятся ветром на листья винограда, и выходящие из них зооспоры снова заражают листья.

Самый действенный способ борьбы с мильдью — опрыскивание бордоской жидкостью (смесь медного купороса со свежегашеной известью). Его проводят обычно несколько раз за сезон с учетом метеорологических показаний, так как известно, что заражение происходит при температуре не ниже 13 °С (оптимум 24 °С) и влажности воздуха выше 95 %. Необходимо также уничтожать растительные остатки.

На листьях и стеблях подсолнечника паразитирует *P. helianthi*. Этот гриб был завезен в Европу из Северной Америки в XX в. Заражение происходит через корневые волоски. Пораженные растения отстают в росте, листья их имеют меньшие размеры и снизу покрыты сплошным налетом спорангиеносцев. Образующиеся семена или совсем пустые, или неполноценны.

Род Pseudoperonospora занимает промежуточное положение между родами *Plasmopara* и *Peronospora*: спорангии у него могут прорастать и в гифу, и как конидия, а ветвление конидиеносцев дихотомическое. Вид *P. cubensis*, очень вредоносный для тыквенных, особенно огурцов, первоначально имел весьма ограниченный ареал в Вест-Индии, однако за сравнительно короткий срок широко распространился по всему миру.

Род Peronospora характеризуется многократно дихотомически ветвящимися конидиеносцами (рис. 240, *Б*). Образующиеся на них конидии всегда прорастают гифами, т.е. функционально это настоящие конидии и по способу прорастания, и по способу распространения.

Интересный случай произошел с видом *P. tabacina*, поражающим табак. Первоначально он встречался на островах Тихого океана, откуда попал в Северную Америку, где достаточно широко распространился. Одна английская лаборатория запросила культуру этого гриба, и та была послана в Англию по почте. Однако гриб «сбежал» из лаборатории, несмотря на предпринимавшиеся меры, и с ошеломляющей быстротой расселился в странах Европы, начиная с Нидерландов. Из Западной Европы он попал и в Россию, причем сразу несколькими путями.

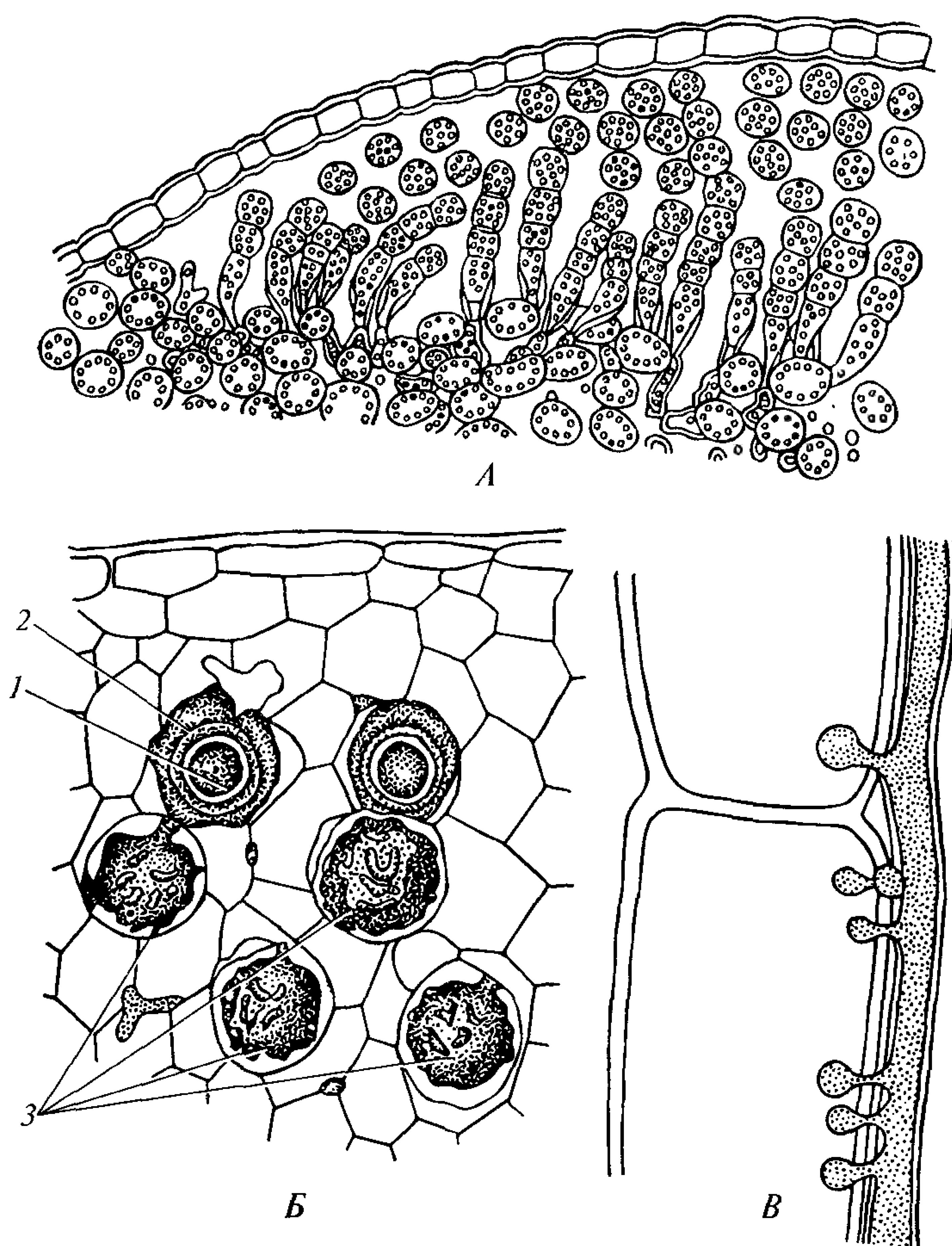


Рис. 241. *Albugo candida*:

А — спорангиеносцы со спорангиями под эпидермисом растения; *Б* — оогонии (*1*), антеридии (*2*) и ооспоры (*3*) в тканях растения-хозяина; *В* — гаустории в тканях растения-хозяина

Несколько особняком в системе Peronosporales стоит ***род Albugo***, выделяемый в отдельное семейство. Мицелий у представителей этого рода, распространяющийся по межклетникам и дающий внутрь клеток гаустории, образует в некоторых местах особенно обильные разветвления, и концы гиф подходят снизу к эпидермису, где, булавовидно вздуваясь, располагаются довольно тесным слоем. От этих вздутых концов гиф развиваются цепочками в базипетальном направлении зооспорангии, поднимающие эпидермис. После разрыва эпидермиса они рассеиваются и при благоприятных условиях прорастают зооспорами.

Внешне такое спороношение напоминает эции (эцидии) ржавчинных грибов, с которыми когда-то очень давно род *Albugo* сближали. До сих пор за вызываемой этими видами болезнью сохранилось название «белая ржавчина».

Половые органы развиваются внутри ткани хозяина. Образовавшиеся ооспоры освобождаются после ее сгнивания и прорастают также зооспорами.

Самый обычный вид рода — *A. candida* — паразитирует на крестоцветных, например на пастушьей сумке. Гифы гриба пронизывают все растение, посылая внутрь клеток маленькие шаровидные гаустории. На поверхности пораженного растения в отдельных местах (на стеблях, листьях и плодах) появляются округлые белые выпуклые пятнышки. У больных растений часто зеленеют лепестки цветков. В отдельных местах гифы особенно обильно ветвятся. Их кончики, снизу подходя к эпидермису, булавовидно вздуваются, приподнимают эпидермис и начинают отчленять округлые зооспорангии, соединенные в неветвящиеся цепочки. Обычно из них возникает целый палисадный слой (рис. 241). Эпидермис приподнимается все больше и больше и разрывается. Цепочка зооспорангиев распадается, и зооспорангии выходят наружу. Прорастают они в присутствии капельно-жидкой влаги.

К концу вегетации в межклетниках хозяина появляются крупные ооспоры, одетые коричневой скульптурированной оболочкой. Они зимуют, а потом прорастают зооспорами или гифой с зооспорангием на конце.

Отдел лабиринтуловые — Labyrinthulomycota

Общая характеристика

1. Вегетативное тело — так называемый «сетчатый плазмодий»: в своеобразных слизистых трубках находятся отдельные клетки, лишенные жесткой стенки, которые могут там перемещаться. Могут быть также талломы, внешне сходные с талломами хитридиомицетов, имеющих ризомицелий, однако природа их совершенно иная.

2. Имеются особые органеллы, ни у каких других организмов не встречающиеся. Это расположенные у поверхности клетки так называемые *ботросомы*, или *сагеносомы*. Они образуют поверх клеточной стенки тонкую *эктоплазматическую сеть* из прозрачных эластичных трубочек, которые могут ветвиться и анастомозировать.

3. Не способны к синтезу лизина.

4. Основной запасной продукт — гликоген.

5. Размножение осуществляется зооспорами, которые имеют два жгутика: направленный вперед перистый и направленный назад гладкий (как у оомицетов), а также неподвижными спорами и делением клеток.

6. Паразитные или сапротрофные организмы, преимущественно морские. Всего известно около 70 видов. Клеточная стенка содержит, помимо белков, простейшие сахара. В большинстве случаев это галактоза, но у некоторых видов преобладает фукоза, рамноза или ксилоза.

К отделу относятся три группы, которым можно придать ранг класса, каждый из которых состоит из одного порядка и одного семейства.

Отечественный исследователь «низших» грибов и грибоподобных организмов (микоидов) Е.А. Кузнецов предложил выделить этот отдел в самостоятельное царство Mycomyxina, что было поддержано многими его коллегами.

Класс сетчатые слизевики (лабиринтуловые) — Labyrinthulomycetes (Labyrinthulida)

К этому классу относятся паразиты морских растений: ламинариевых, морской травы зостеры (*Zostera marina*) и др., а также некоторых пресноводных водорослей (например, видов рода *Vaucheria*). Всего известно около 30 видов.

Отдельные клетки находятся в гиалиновых трубках (рис. 242, *Г*). Они представляют собой эктоплазматическую сеть размером до нескольких сантиметров, образуемую ботросомами (их в каждой клетке содержится от 10 до 20). Трубки заполнены слизью, состоящей из полисахаридов, и клетки могут активно скользить вперед и назад внутри них (такую структуру называют «сетчатый плазмодий»; по существу это своеобразный многоклеточный организм). Клетки имеют *веретеновидную* или овальную форму, лишены жгутиков, бесцветные или желтоватые. Движение их внешне напоминает движение шовных диатомовых водорослей.

Эктоплазматическая сеть выполняет ряд функций. Помимо того что она обеспечивает движение клеток, она направляет это движение в сторону источника питания, обеспечивает перемещение веществ между клетками и окружающей средой, а также совместное существование клеток, защищает клетки от воздействия неблагоприятных факторов окружающей среды (например, высыхания) и позволяет колониям выползать из воды на сушу.

Клетки покрыты однослойной стенкой, состоящей из органических неорнаментированных чешуек. В составе клеточной стенки преобладает фукоза — редкий в природе сахар. Считается, что он «малорационален» для жизнедеятельности клеток, так что его наличие у лабиринтуловых — свидетельство их эволюционной древности; у более высокоорганизованных форм ему на смену пришли другие сахара.

Клетки в сетчатом плазмодии могут делиться. Иногда наблюдалось образование спор (рис. 242, *Д, Е*). Клетки при этом или инцистируются поодиночке, или собираются в группы, окружаются тонкими стенками и дополнительно общей стенкой, так что получается сорус. При благоприятных условиях отдельные цисты или каждая клетка соруса прорастает амебоидными клетками

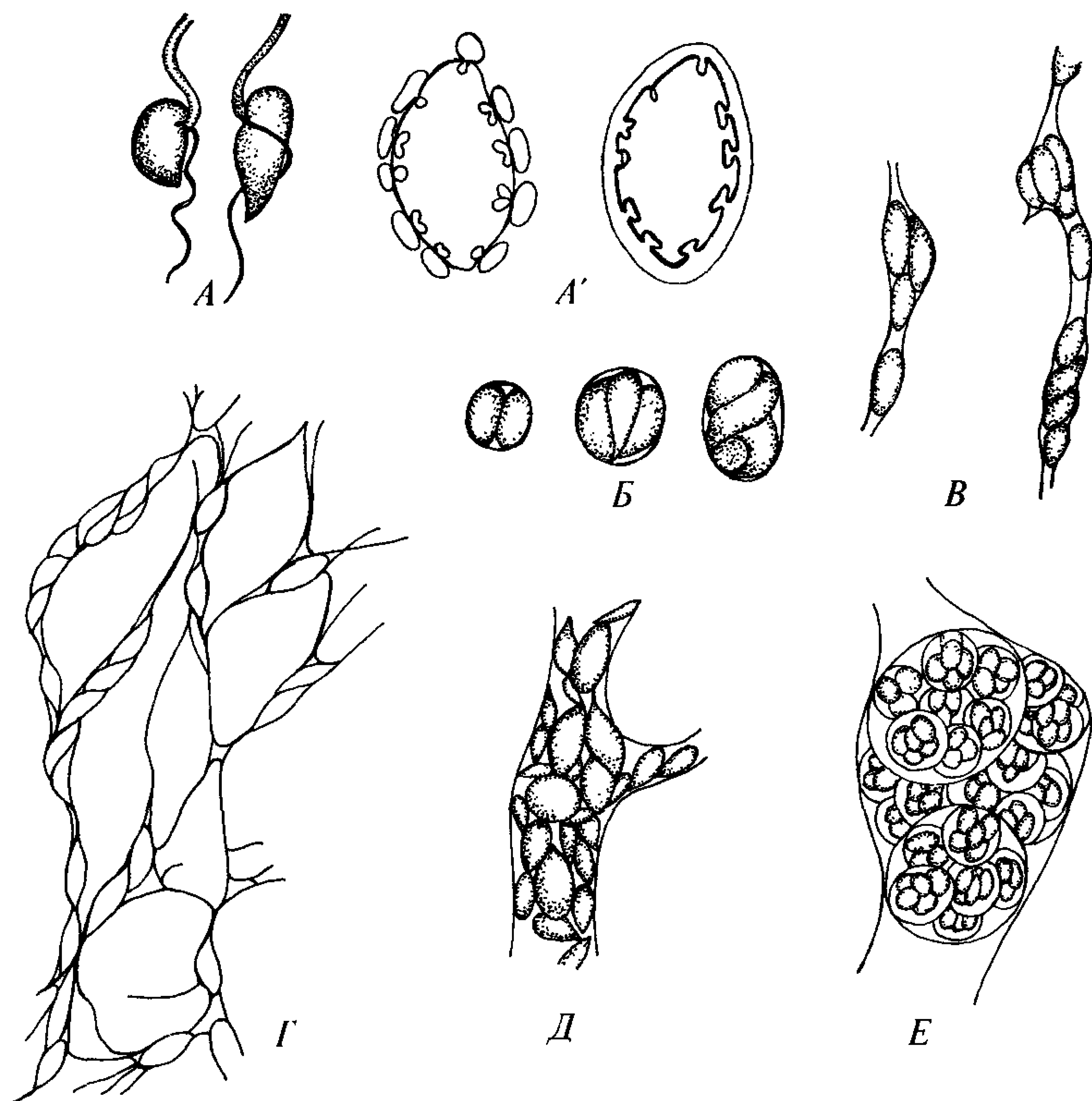


Рис. 242. *Labyrinthula algeriensis* (Э. Мюллер, В. Лёффлер, 1995):

А — зооспоры; *А′* — голые клетки, образующие слизистый чехол; *Б* — размножение инцистированных зооспор; *В* — начало образования сетчатого плазмодия и часть нити с веретеновидными клетками; *Г* — фрагмент сетчатого плазмодия; *Д* — начало образования спороцист; *Е* — спороцисты со зрелыми спорами

или (значительно реже) зооспорами. В обоих случаях они дают начало новым сетчатым плазмодиям.

Зооспоры лабиринтуловых (рис. 242, *А*) снабжены гетероконтными жгутиками и отличаются от зооспор грибов и грибоподобных организмов тем, что имеют глазок (стигму). Половой процесс неизвестен.

К этому классу относятся в основном паразиты морских растений: ламинариевых, морской травы зостеры (*Zostera marina*) и других, а также некоторых пресноводных водорослей (например, видов *Cladophora* и *Vaucheria*). Известны виды из наземных биотопов, например паразиты корней пшеницы.

Массовая гибель зостеры, неоднократно наблюдавшаяся в морях Атлантического океана, а также на Белом море, по мнению некоторых исследователей, была связана с поражением *Labyrinthula macrocystis*. Однако непосредственная «вина» данного вида не во всех случаях была доказана.

Лабиринтуловые представляют большой эволюционный интерес, так как в этой группе наблюдается процесс выхода водных организмов на сушу (параллельно с животными, растениями и грибами). Эктоплазматическая сеть позволяет сохранять условия водной среды и вне ее («водолазный костюм наоборот»).

Класс траустохитриевые — Thraustochytriomycetes (Thraustochytrida)

Внешне талломы траустохитриевых (рис. 243) конвергентно сходны с некоторыми хитридиомицетами (например, типа *Rhizophydium*), что и отразилось в их названии.

Клетки, как и у лабиринтуловых, окружены слизистым чехлом, образуемым ботросомами, которые содержатся по одной в клетке и подразделены на проксимальную и дистальную части. Эта эктоплазматическая сеть развита слабее, чем у лабиринтуловых, и напоминает ризомицелий хитридиевых грибов. Она служит для обмена веществ между клетками и окружающей средой, а также для прикрепления к субстрату.

Клеточная стенка представляет собой несколько плотно прижатых друг к другу слоев. Она состоит главным образом из белков и различных сахаров, причем состав сахаров неодинаков: у некоторых видов, как и у лабиринтуловых, преобладает фукоза, у других — галактоза или рамноза.

Размножение осуществляется посредством зооспор (изредка апланоспор и амебоидных клеток). Зооспоры образуются в большом количестве (иногда свыше 100) в зооспорангиях. Цикл развития от зооспоры до нового зооспорангия при благоприятных условиях может занимать всего 2—3 ч. Поэтому траустохитриевые стали одними из самых обильных морских организмов, в частности в планктоне и нейстоне (например, в гипонейстоне их численность может

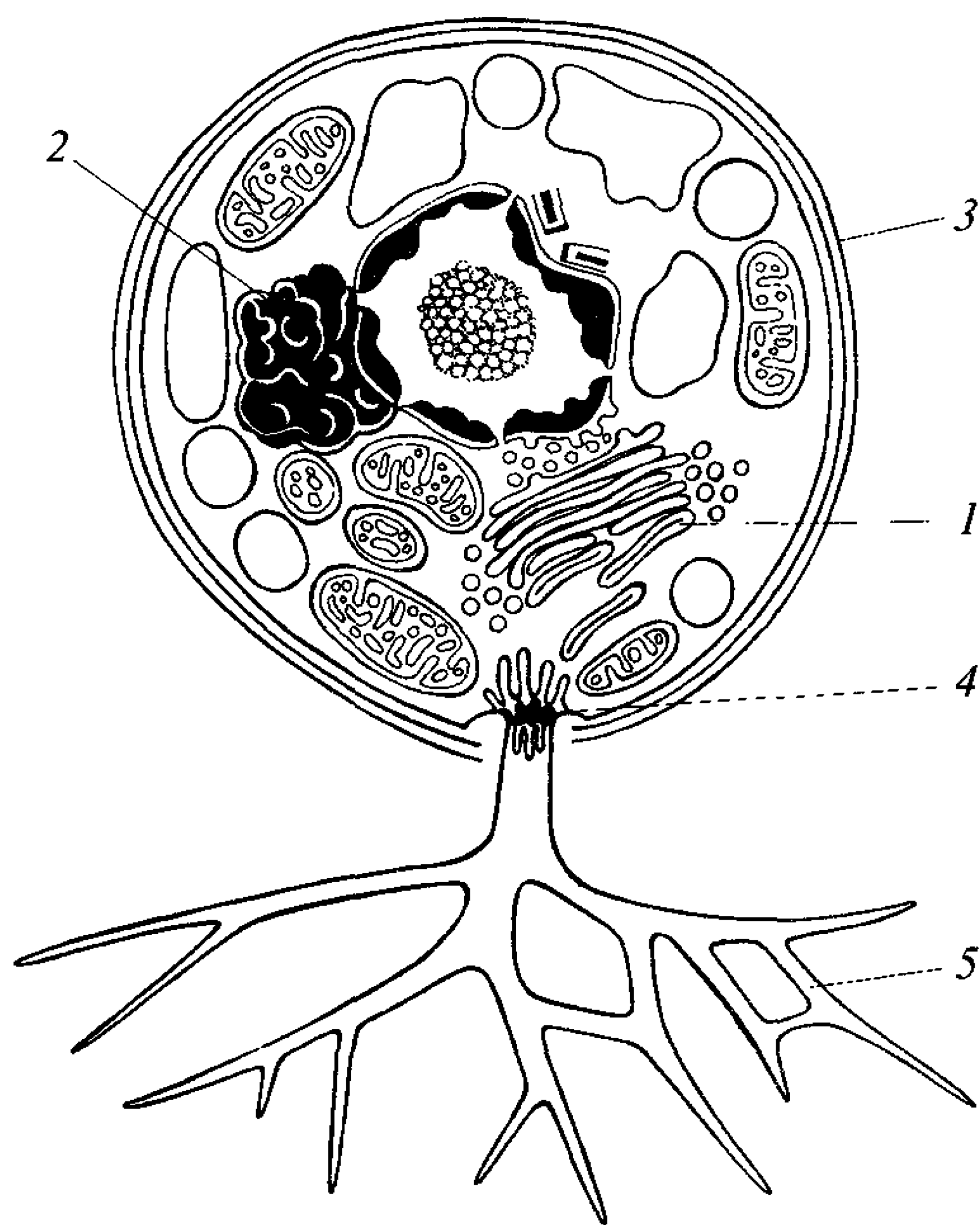


Рис. 243. *Thraustochytrium*: соматический таллом.

К специфическим особенностям структуры относятся чешуйки в зрелых цистернах Гольджи (*1*), паракуклеарное тельце (*2*), чешуйки стенки (*3*) и базальная ботросома (*4*); *5* — эндоплазматическая сеть

составлять 2—3 млн на 1 мл воды), и играют важную роль в питании морских животных-фильтраторов.

Отмечены признаки наличия у траустохитриевых полового процесса, но доказательства отсутствуют.

Траустохитриевые — облигатно морские и галофильные сапротрофы, встречающиеся по всему земному шару. Известно свыше 40 видов. После бактерий это наиболее массовые гетеротрофные организмы в морях и соленых внутренних водоемах. Некоторые существуют как паразиты ряда морских беспозвоночных и рыб.

Наиболее полно изучен *Thraustochytrium proliferum*, поселяющийся на поверхности талломов морских водорослей, а также как сапротроф на различных органических остатках в море.

Некоторые виды траустохитриевых хорошо развиваются на пыльце сосны, помещенной в морскую воду, и таким образом их можно «выманить» для дальнейших исследований.

Класс апланохитриевые — Aplanochytriomycetes

К этому классу относится единственный род *Aplanochytrium*, характеризующийся способностью талломов, внешне напоминающих талломы траустохитриевых, к скользящему движению с помощью эктоплазматической сети. У некоторых видов наблюдалось образование спор, не имеющих жгутиков, но способных ползать по субстрату.

Апланохитриевые чаще всего обитают на мертвом и разлагающемся растительном субстрате, но некоторые виды патогенны для моллюсков.

Отдел охрофитовые водоросли (охрофиты) — Ochrophyta

Отдел получил свое название по типовому представителю — роду *Ochromonas* (от греч. *ochro* — бледно-желтый, *monas* — особь).

Общая характеристика

1. Разнообразная группа, включающая почти все типы дифференциации таллома, за исключением сифонокладального и сарциноидного.

2. Жгутиков обычно два, неравной длины. Более длинный покрыт двумя рядами трехчастных мастигонем, второй, короткий, гладкий, часто с базальным вздутием, принимающим участие в фототаксисе (у синурофициевых вздутия на обоих жгутиках, у эвстигматофициевых вздутие на длинном перистом жгутике). В переходной зоне у ряда представителей имеется переходная спираль.

3. Оболочка хлоропластов представлена 4 мембранами: 2 собственно мембраны хлоропласта и 2 мембраны хлоропластной эндоплазматической сети. Если хлоропласт расположен рядом с ядром, то в большинстве случаев наружная мембрана ХЭС продолжается в наружную мембрану ядра (см. рис. 24, *Г*, т. 1).

4. Перипластидное пространство содержит перипластидную сеть из анастомозирующих каналов.

5. Ламеллы трехтилакоидные. Имеется опоясывающая ламелла (см. рис. 24, *Г*, т. 1) (отсутствует у эвстигматофициевых, некоторых рафидофициевых, пингвофициевых и золотистых водорослей).

6. Хлорофиллы *a*, c_1, c_2, c_3 в разной комбинации могут быть представлены в разных классах (у эвстигматофициевых хлорофилл *c* отсутствует). Главный каротиноидный пигмент — фукоксантин (у большинства представителей) (см. рис. 28, т. 1) или вошериаксантин (у желтозеленых, эвстигматофициевых, некоторых рафидофициевых).

7. У большинства представителей вся хлоропластная ДНК собрана в форме кругообразного (кольцеобразного) нуклеоида (см. рис. 245).

8. Пиреноиды могут присутствовать или отсутствовать.

9. Основной запасной продукт — хризоламинарин (см. рис. 31, *Б*, т. 1), который откладывается вне хлоропласта, в вакуолях в цитоплазме.

10. Глазок расположен в хлоропласте (у эвстигматофициевыех вне хлоропласта). Он состоит из ряда липидных глобул с каротиноидными пигментами.

11. Митохондрии с трубчатыми кристами (см. рис. 22, *Б*, т. 1).

12. Митоз открытый, закрытый и полузакрытый (см. рис. 32, т. 1).

13. Размножение вегетативное, бесполое и половое.

14. Жизненные циклы: без полового размножения; гаплобионтный с зиготической редукцией; диплобионтный с гаметической редукцией; гаплодиплоидный со спорической редукцией с изо- или гетероморфной сменой форм развития.

15. Встречаются в разнообразных водных и наземных местообитаниях.

Таллом. Среди охрофитовых встречаются одноклеточные, колониальные и многоклеточные представители с различными типами дифференциации таллома, которые по-разному представлены в разных классах. Так, диатомовые — только одноклеточные и колониальные коккоидные представители, рафидофициевые и болидофициевые — исключительно одноклеточные монады, а фукофициевые (бурые) только многоклеточные с разнонитчатым, псевдопаренхиматозным и паренхиматозным типами дифференциации таллома.

Клеточные покровы. Клетки охрофит имеют разнообразные клеточные покровы. Все болидофициевые и рафидофициевые — голые жгутиконосцы; представители без оболочки встречаются среди золотистых, диктиохофициевых, пединеллофициевых, пелагофициевых, пингвофициевых, трибофициевых. Клетки всех диатомовых водорослей покрыты панцирем из кремнезема (см. рис. 15, т. 1); у диктиоховых на определенной стадии жизненного цикла встречается внутренний кремниевый скелет (см. рис. 255, *Б*); покровы из кремниевых чешуек встречаются у золотистых и синуровых, причем у последних они формируют панцирь (см. рис. 10, *Б*, т. 1). Клетки золотистых водорослей могут быть покрыты органическими чешуйками или находиться внутри органического домика (см. рис. 11, *А*, т. 1); органические чешуйки встречаются у пединеллофициевых, а минерализированные домики у пингвофициевых. Хризомерофициевые, эвстигматофициевые, пелагофициевые, феотамниофициевые, схизокладофициевые, золотистые и бурые водоросли имеют клеточную стенку, причем только у бурых водорослей в клеточной стенке проходят плазмодесмы. У схизокладофициевых и бурых водорослей в состав клеточной стенки входят альгинаты (см. рис. 17, т. 1).

Таблица 6

Особенности жгутикового аппарата охрофитовых водорослей
(по R.A.Andersen, 2004; L.Guillou et al., 1999, с дополнениями и изменениями)

Класс	Трехчастные волоски	Число жгутиков	Переходная спираль*	Латеральные волоски	Микротрубочковые корешки	Фибриллярный корешок	Параксиальный тяж
Bacillariophyceae	+	1, 0	0	–	0	–	?
Bolidophyceae	+	2	0	–	0	–	–
Chrysomerophyceae	+	2	6 ↑	–	4	?	–
Chrysophyceae	+	2	4–6 ↑	+	2–4	+	–
Dictyochophyceae	+	2	0	–	0	–	+
Eustigmatophyceae	+	2, 0	6 ↑	–	4	+	–
Fucophyceae	+	2, 1, 0	0	–	4	–	–
Pedinellophyceae	+	1	0–2	–	0	–	+
Pelagophyceae	±	2, 1, 0	0–2 ↓	–	0	–	±
Phaeothamniophyceae	+	2	6 ↑	–	4	+	–
Pinguiophyceae	±	2, 1, 0	0–2 ↓	–	3,4	+	–
Raphidophyceae	+	2	0	–	?	?	–
Schizocladophyceae	+	2	6 ↑	–	?	?	–
Synurophyceae	+	2, 1	6–9 ↑	+	2	+	–
Tribophyceae	+	2, 0	2×6 ↑	–	4	+	–

Примечание. Стрелки указывают положение переходной спирали по отношению к переходной пластинке; «+» — признак присутствует; «–» — признак отсутствует; «±» — присутствует или отсутствует; «?» — не известно; * — указано число витков спирали.

Жгутики. Типичные подвижные клетки охрофит имеют два неравных по длине (длинный и короткий) и отличающихся морфологически жгутика. Во время клеточного деления *de novo* образуется длинный жгутик, а бывший длинный жгутик материнской клетки трансформируется у дочерней в короткий.

Ориентация жгутиков на клетке у охрофит широко варьирует: от клеток с двумя жгутиками, направленными вперед, до клеток с одним задним жгутиком. Чаще всего жгутиков два (табл. 6). Но у спермиев диатомовых, вегетативных клеток некоторых *Mallomonas*, у зооспор *Glossomastix*, *Polypodochrysis* (пингвофициевые) имеется только один жгутик, хотя второе базальное тело присутствует. У *Pelagomonas* также имеется только один жгутик, но нет второго базального тела. Жгутик сперматозоида диатомовых интересен тем, что в нем отсутствует центральная пара микротрубочек.

На длинном жгутике охрофит в два ряда расположены трехчастные мастигонемы (см. рис. 21, т. 1), но у *Pelagomonas* волоски двухчастные. На мастигонемах у синурофициевых и золотистых водорослей имеются дополнительные латеральные волоски, которые больше ни у кого не встречаются. В жгутиках у

педипеллофициевых, диктиоховых, *Pelagomonas* и, возможно, у сперматозоидов диатомей присутствует параксиальный тяж.

Корешки. Корешковый аппарат у охрофит отличается большим разнообразием (рис. 244). Микротрубочковые корешки обозначают R1—R4. Корешок R1 обычно содержит 2—4 микротрубочки, отходит от базального тела переднего перистого жгутика и образует по часовой стрелке дугу на переднем конце клетки радиусом 180°. Но у синуровых он образует полную окружность (см. рис. 244). У большинства охрофит, за исключением эвстигматофициевых, от этого корешка отходят скелетные микротрубочки. Корешок R2 присутствует не всегда; он содержит 1—2 микротрубочки и отходит от противоположной стороны того же базального тела. Корешок R3 состоит из 5—7 микротрубочек и отходит от базального тела заднего жгутика, загибаясь против часовой стрелки. Длина, дуга загиба и направление у него широко варьируют. Короткий коре-

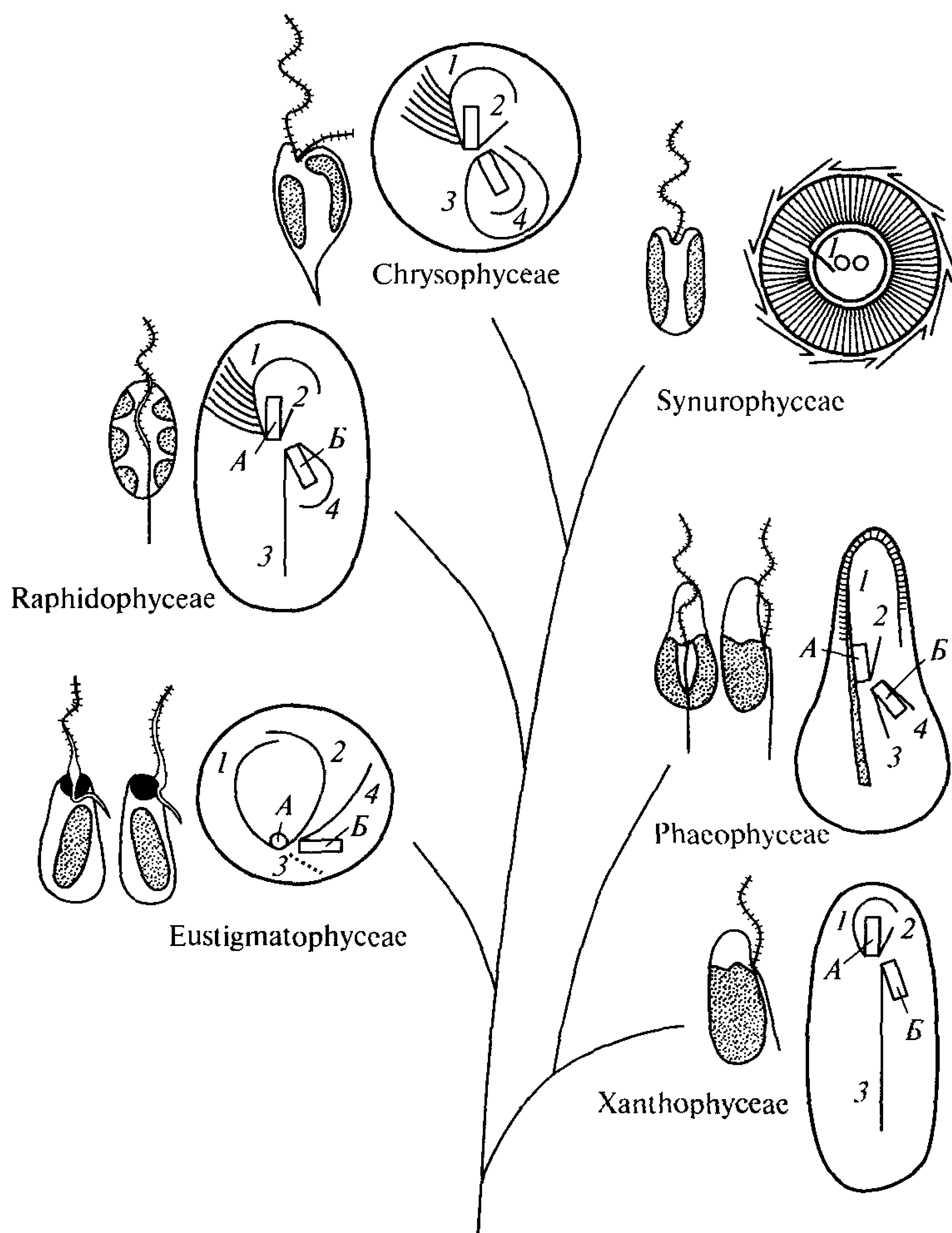


Рис. 244. Многообразие корешковых систем жгутиков у охрофит (I. Inouye, 1993):
А — базальное тело переднего жгутика; *Б* — базальное тело заднего жгутика; *1—4* — гомологичные микротрубочковые корешки

Таблица 7

Особенности строения хлоропласта и пигментный состав у охрофит
(L. Guillou et al., 1999; R. A. Andersen, 2004, с дополнениями и изменениями)

Класс	Опоясывающая ламелла	СМ	Стигма	Тип генофора	Хлорофилл	Фукоксантин	Производные фукоксантина	Диато-дино	Виола-	Гетеро-ксантин	Вошериа-ксантин
Bacillariophyceae	+	±	–	Кольцо	a, c_{1-3}	+	+	–	–	–	–
Bolidophyceae	+	+	–	Кольцо	a, c_{1-3}	+	+	–	–	–	–
Chrysomerophyceae	–	+	+	Кольцо	a, $c_{1,2}$	+	–	–	–	–	–
Chrysophyceae	±	+	+	Кольцо	a, $c_{1,2}$	+	±	–	–	–	–
Dictyochophyceae	+	–	–	Рассеянный	a, $c_{1,2}$	+	–	+	–	–	–
Eustigmatophyceae	–	–	+ вне	Рассеянный	a	–	–	–	+		+
Fucophyceae	–	–	±	Кольцо	a, $c_{1,2}$	–	–	–	+	–	–
Pedinellophyceae	+	–	–	Рассеянный	a, $c_{1,2}$	–	–	?	–	–	–
Pelagophyceae	–	–		Рассеянный	a, c_{1-3}	–	–	–	–	–	–
Phaeothamniophyceae	–	–	–	Кольцо	a, $c_{1,2}$	–	–	–	–	+	–
Pinguiophyceae	±	–	–	Рассеянный	a, $c_{1,2}$	–	–	–	–	–	–
Raphidophyceae	±	–	–	Рассеянный	a, $c_{1,2}$	±	–	±	±	±	±
Schizocladophyceae	+	+	+	Кольцо	a, c (тип?)	+	?	?	?	?	?
Synurophyceae	+	±	–	Рассеянный	a, c_1	+	–	–	+	–	–
Tribophyceae	+	+	+	Кольцо	a, $c_{1,2}$	–	–	+	+	+	+

Примечания: СМ — соединение мембран пластиды и ядра. Диато-дино — пигменты диатоксин: диатоксин цикла. Виола — пигменты фиолаксантин: антераксантин: зеаксантин цикла. «+» — признак присутствует; – — отсутствует; ± — присутствует или отсутствует; ? — не известно; вне — глазок лежит вне хлоропласта.

шок R4 также отходит от второго базального тела и, как корешок R2, отсутствует у многих охрофит.

Помимо микротрубочковых корешков имеются исчерченные фибриллярные корешки (см. табл. 6). Ризопласт встречается у плавающих клеток золотистых, эвстигматофициевых, феотамниофициевых, пингвофициевых, рафидофициевых, синуровых и трибофициевых. Один его конец лежит вдоль мембраны ядра, а другой прикреплен к нижнему концу базального тела переднего жгутика. Корешковый аппарат отсутствует у диатомовых, педунеллофициевых и *Pelagomonas.*

Переходная зона жгутиков также очень варьирует в разных классах. Переходная пластинка обнаружена во всех классах, у ряда представителей их две. Выше переходной пластинки или между пластинками располагается переходная спираль (см. рис. 21, т. 1). Она отсутствует у рафидофициевых, фукофициевых, диатомовых, болидофициевых, диктиоховых, некоторых педунеллофициевых и синуровых (см. табл. 6).

Хлоропласты. Возникли в результате вторичного симбиоза предкового гетеротрофа с красной водорослью (см. рис. 26, т. 1). На такое событие указывает наличие в хлоропластах всех охрофит четырех мембран: две собственно мембраны хлоропласта, полученные от хлоропласта красной водоросли, и две мембраны ХЭС. Еще один из постоянных признаков хлоропластов — трехтилакоидные ламеллы. Хотя в большинстве случаев наружная мембрана ядра продолжается в наружную мембрану ХЭС, исключение составляют эвстигматофициевые, рафидофициевые, диктиохофициевые, ряд синуровых и диатомей.

Перипластидное пространство между двумя парами мембран содержит перипластидную сеть. Ее функция, возможно, — транспорт белков, кодируемых ядерным геномом, через перипластидное пространство в хлоропласт.

Отличительной особенностью хлоропластов охрофитовых является также наличие опоясывающей ламеллы (табл. 7). Из всех групп охрофитовых этот признак отсутствует у эвстигматофициевых и некоторых водорослей из золотистых, рафидофициевых и пингвофициевых.

Показательной отличительной чертой хлоропластов охрофитовых служит агрегация хлоропластной ДНК в форме кольца (рис. 245), хотя у синуровых и эвстигматофициевых она организована в виде сети, которая размещена по всему хлоропласту, а у диктиохофициевых, пелагофициевых, рафидофициевых, пингвофициевых хлоропластная ДНК рассеянная (см. табл. 7).

Экология и значение. Среди охрофитовых большинство представителей способны к фотосин-

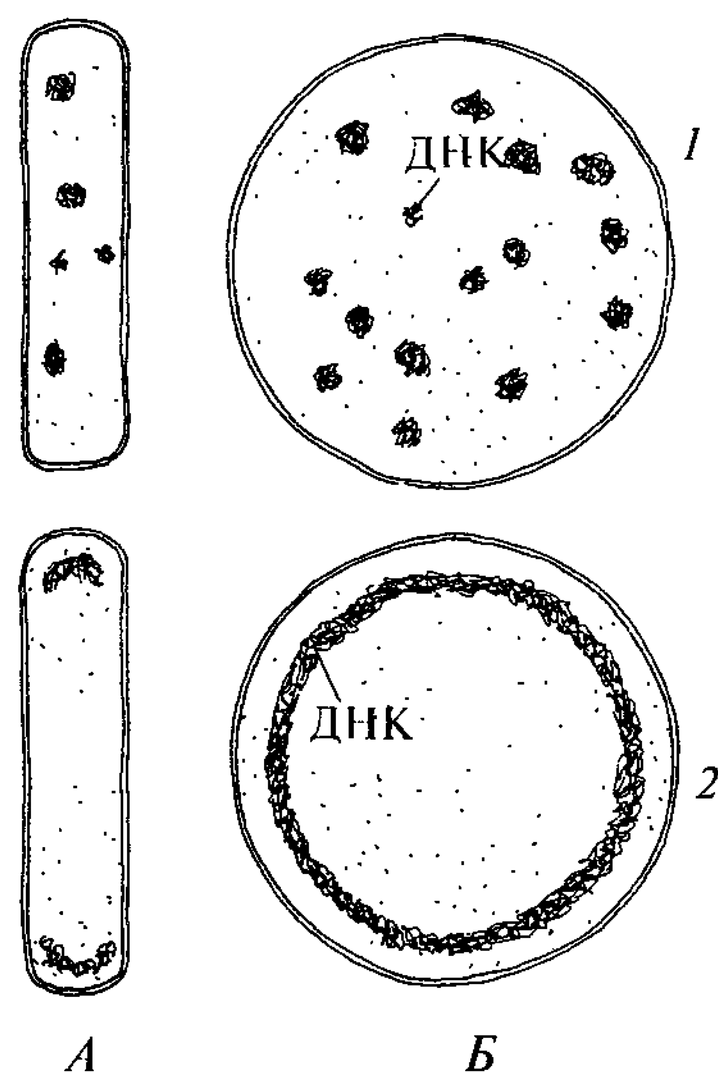


Рис. 245. Типы расположения ДНК в хлоропластах (R. E. Lee, 1999):

А — вид сбоку; *Б* — вид сверху; *1* — рассеянная ДНК; *2* — ДНК, собранная в кольцо

тезу, но встречаются гетеротрофные и миксотрофные (фаготрофные и осмотрофные).

Охрофитовые водоросли встречаются почти во всех доступных для жизни местообитаниях, но их встречаемость варьирует среди классов: Bolidophyceae, Chrysomerophyceae, Pelagophyceae, Pinguiophyceae, Schizocladophyceae, Dictyochophyceae — только морские обитатели; Fucophyceae — почти все морские; большинство Chrysophyceae, Phaeothamniophyceae, Tribophyceae обитают в пресных водах, некоторые Tribophyceae и Eustigmatophyceae — в почве. Наиболее широко распространены по всей планете в различных местообитаниях диатомовые водоросли. Значение и экология охрофитовых подробнее рассматриваются при описании каждого класса.

Класс эвстигматофициевые (эвстигмовые) водоросли — Eustigmatophyceae

Название класса связано с типовым родом *Eustigmatos* (от греч. *eu* — хорошо, полностью, *stigma* — пятно, метка, глазок).

Общая характеристика

1. Одноклеточные, иногда колониальные, коккоидные представители.

2. Для жгутиковых стадий (зооспоры) характерно наличие двух неравных жгутиков: длинный несет два ряда трехчастных мастигонем, короткий — гладкий. В переходной зоне имеется переходная спираль. Парабазальное вздутие находится на переднем жгутике (рис. 246, *А*), а не на заднем, как у большинства охрофит.

3. Хлоропласты имеют трехтилакоидные ламеллы, опоясывающая ламелла отсутствует. Хлоропластная эндоплазматическая сеть присутствует, но обычно ее наружная мембрана не переходит в наружную мембрану ядра. Хлоропластная ДНК не формирует круг, а состоит из ряда нуклеоидов, которые могут объединяться в сеть.

4. Из хлорофиллов имеется только хлорофилл *a*. Основной каротиноид — виолаксантин, фукоксантин отсутствует.

5. Глазок расположен вне хлоропласта (рис. 246, *А*).

6. Химическая природа запасного продукта не известна, но это не крахмал, так как не дает окрашивание с йодом. Запасаются также масла.

7. Митохондрии с трубчатыми кристами.

8. Клетки покрыты клеточной стенкой, состав которой слабо изучен; полагают, что она полисахаридная.

9. В вегетативных клетках одно или более ядер. Деление ядра не описано.

10. Размножение вегетативное (делением клетки пополам, фрагментами колоний) и бесполое (с помощью автоспор или зооспор) (рис. 246, *Д—Ж*).

11. Пресноводные и почвенные представители, некоторые встречаются в морях.

Эвстигматофициевые — небольшие (2—32 мкм), чаще одноклеточные коккоидные водоросли, некоторые имеют жгутиковую стадию в жизненном цикле. Внешне эти водоросли очень похожи на трибофициевых, ранее их относили именно к ним.

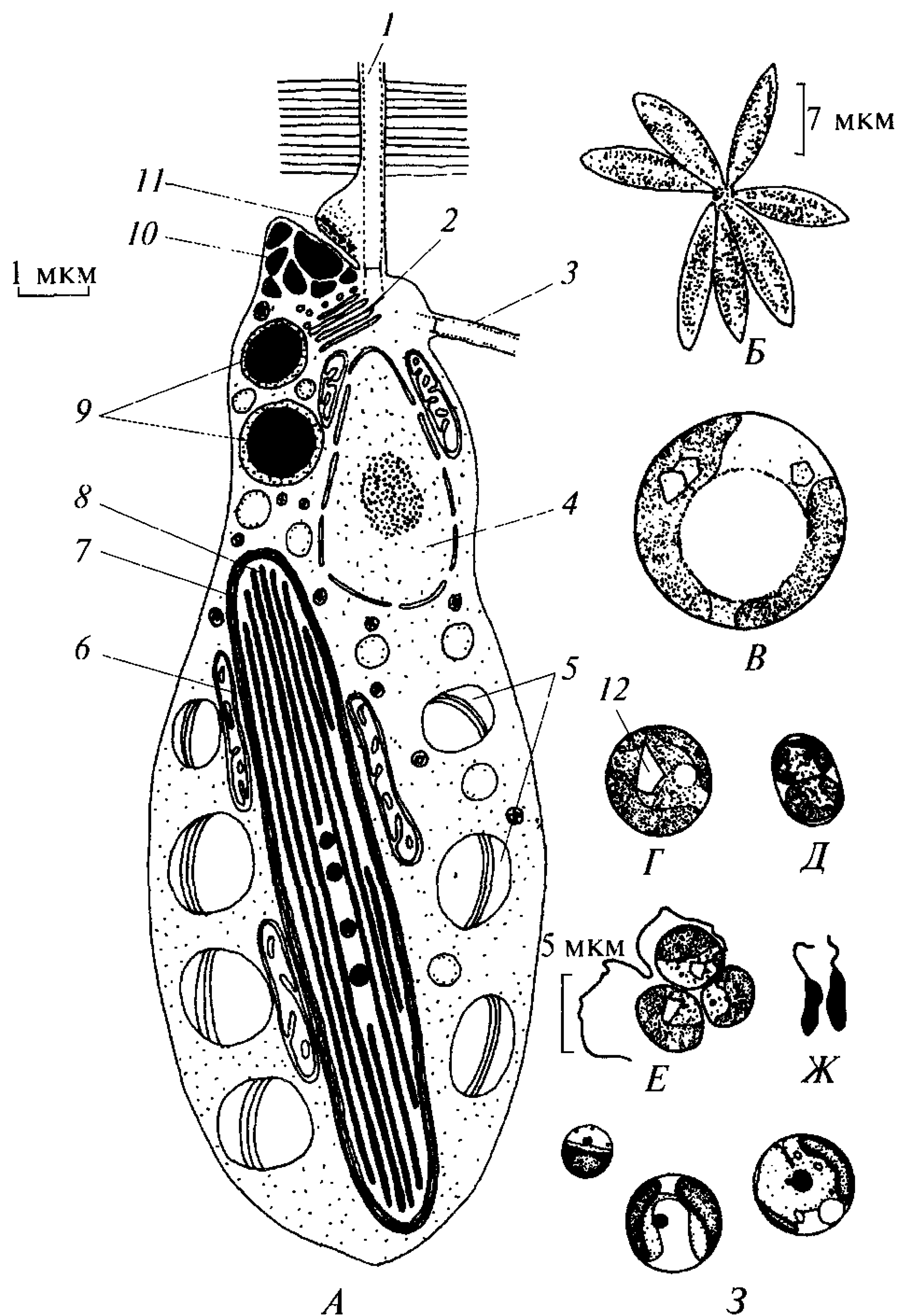


Рис. 246. Эвстигматофициевые водоросли:

Pseudocharaciopsis texensis: *А* — зооспора; *Б* — вегетативные клетки (R. E. Lee, 1999); *Eustigmatos*: *В*, *Г* — вегетативная клетка, *Д*, *Е* — образование и выход автоспор, *Ж* — зооспоры (J. Boye Petersen, 1932); *Nannochloropsis*: *З* — вегетативные клетки (R. A. Andersen et al., 1998); *1* — длинный жгутик; *2* — аппарат Гольджи; *3* — короткий жгутик; *4* — ядро; *5* — вакуоли с ламеллярным содержимым; *6* — митохондрия; *7* — оболочка хлоропласта; *8* — хлоропласт; *9* — липидные капли; *10* — глазок; *11* — парабазальное вздутие; *12* — пиреноид

Жгутик. Зооспоры имеют два неравных по длине жгутика, но задний обычно или очень короткий, или существует только его базальное тело. Базальные тела расположены почти под прямым углом и соединены друг с другом с помощью исчерченной связки. В корешковой системе имеются ризопласт и несколько микротрубочковых корешков. Присутствуют 1, 2 и 4-й микротрубочковые корешки, 3-й корешок отсутствует (см. рис. 244).

Хлоропласты. Все эвстигматофициевые — облигатные фотоавтотрофы, имеют один или более хлоропластов желто-зеленого цвета. Окраска обусловлена комбинацией пигментов — зеленого хлорофилла *а* и желто-оранжевых каротиноидов.

Основной дополнительный пигмент виолаксантин является главным светособирающим пигментом. Имеются также β-каротин, вошериаксантин, крип-

токсантин, диатоксантин, гетероксантин, неоксантин и зеаксантин. Пиреноид встречается только у некоторых представителей в вегетативных клетках (рис. 246, *Г*), но отсутствует на стадии зооспор. Пиреноид крупный, без тилакоидов, прикреплен к внутренней поверхности хлоропласта узкой связкой.

Стигма (глазок). У зооспор на переднем конце клетки в цитоплазме расположена стигма, ориентированная на парабазальное вздутие на длинном жгутике (рис 246, *А*). Она состоит из ряда глобул, содержащих каротиноиды. Глобулы лишены как индивидуальных, так и общей мембран.

Филогения. Для эвстигматофициевых не известны ископаемые останки. Изучение последовательности SSU rDNA у 25 штаммов, относящихся к 5 родам, показало, что эвстигматофициевые — монофилетичная группа. Хотя эвстигматофициевые долго входили в состав трибофициевых, эволюционно они далеко стоят от этой группы (см. рис. 232).

Отсутствие опоясывающей ламеллы, отсутствие соединения наружных мембран ядра и хлоропластной эндоплазматической сети, расположение глазка вне пластиды, наличие парабазального вздутия на переднем жгутике, отсутствие третьего жгутикового корешка, уникальный набор пигментов указывают на то, что эвстигматофициевые — одна из наиболее примитивных групп охрофитовых, находящаяся вблизи основания эволюционного ствола этой группы.

Такой вывод подтверждается и филогенетическими деревьями, построенными на сравнении нуклеотидных последовательностей некоторых генов (см. рис. 232).

Разнообразие и систематика. Класс содержит единственный **порядок эвстигматовые — Eustigmatales**, включающий 4 семейства, около 10 родов, более 15 видов. Количество видов, несомненно, будет увеличиваться за счет и нахождения в природе, и описания новых видов, и выделения ряда представителей из состава трибофициевых водорослей.

Род эвстигматос — Eustigmatos (рис. 246, *В—Ж*) представлен одноклеточными коккоидными почвенными водорослями с одним хлоропластом. Размножение осуществляется 2—4 автоспорами или одножгутиковыми зооспорами. Ранее виды этого рода относились к роду плеврохлорис (*Pleurochloris*) желтозеленых водорослей.

Род псевдохарациопсис — Pseudocharaciopsis (рис. 246, *А*, *Б*) встречается в пресных водах. Его овальные клетки, прикрепленные к субстрату с помощью короткой ножки, по внешнему виду можно спутать с родами желтозеленых (*Characiopsis*) и зеленых (*Characium*) водорослей. Отличается бросающимся в глаза выступающим пиреноидом. Размножается с помощью двужгутиковых зооспор (см. рис. 246, *А*).

Род наннохлоропсис — Nannochloropsis (рис. 246, *З*) включает морских и пресноводных коккоидных представителей, по внешнему виду напоминающих зеленую водоросль *Chlorella*, но отличающихся отсутствием пиреноида. Его клетки достигают 2—4 мкм в диаметре, имеют один хлоропласт. Размножается автоспорами.

Используется как корм в аквакультуре морских животных, поскольку образует относительно высокое содержание некоторых полиненасыщенных жирных кислот.

Класс золотистые водоросли (в узком смысле) — Chrysophyceae (s. str.)

Название происходит по типовому роду *Chrysococcus* (от греч. *chrysos* — золотой, *kokkos* — зерно). В этом пособии класс золотистых водорослей понимается в узком смысле без синуровых, феотамниевых, диктиоховых (силикофлагеллат), гаптофитовых, педииеллофициевых, сарцинохризидиевых, пелагофициевых, а также без бикозоецид.

Общая характеристика

1. Одноклеточные или колониальные организмы с различными типами дифференциации таллома (амебоидный, монадный, пальмеллоидный, коккоидный, псевдопаренхиматозный).

2. Жгутиковые стадии с типичными особенностями для охрофитовых, но на мастигонемах имеются латеральные волоски (рис. 247).

3. Пластиды с характерными особенностями охрофитовых (см. рис. 24, *Г*, т. 1; рис. 247). Некоторые представители имеют лейкопласты.

4. Присутствуют хлорофиллы *a*, c_1 и c_2, наиболее важные дополнительные пигменты — фукоксантин и виолаксантин.

5. Стигма расположена в хлоропласте, состоит из одного ряда липидных глобул (рис. 247, *А*).

6. Запасные продукты хризоламинарин и липиды, откладываются вне пластид (рис. 247, *А*).

7. Митохондрии с трубчатыми кристами (см. рис. 22, *Б*, т. 1).

8. Клетки чаще всего покрыты лишь плазмалеммой. У некоторых сверху клетки имеются органические или кремнеземные чешуйки. Многие живут в домиках.

9. Митоз в основном открытый, ризопласт — центр организации микротрубочек.

10. Размножение преимущественно вегетативное и бесполое, половой процесс известен для немногих видов.

11. Жизненный цикл, возможно, гаплобионтный с зиготической редукцией.

12. Характерно образование стоматоцист — специальных покоящихся стадий, стенка которых состоит из кремнезема.

13. Встречаются автотрофные, миксотрофные и гетеротрофные (осмотрофы и фаготрофы) формы.

14. Преимущественно пресноводные представители.

Форма и размеры тела. Большинство золотистых водорослей — одноклеточные, реже колониальные, еще реже многоклеточные организмы. Структура тела чаще всего монадная. Некоторые представители не имеют постоянной формы тела и способны к образованию псевдоподий различного типа. Амебоидные формы, образующиеся в жизненном цикле некоторых видов, наряду с ризоподиями могут нести и жгутики. Для рода *Phaeodermacium* отмечают псевдопаренхиматозный тип дифференциации таллома. Хотя ранее среди золотистых водорослей был описан ряд нитчатых представителей, но современные исследования показали, что некоторые (возможно, даже все) из них связаны с бурыми и трибофициевыми водорослями больше, чем с золотистыми, и в

современных системах их рассматривают в рамках самостоятельного класса Phaeothamniophyceae.

Клетки золотистых водорослей обычно голые, т.е. покрыты только плазмалеммой. У многих видов клетки заключены в домики или поверх плазмалеммы покрыты органическими или неорганическими чешуйками. Так, клетки *Paraphysomonas* покрыты кремнеземными чешуйками (радиально и билатерально симметричными), но в отличие от синуровых они никогда не формируют панцирь. Домики у золотистых водорослей бывают разной формы: вазообразные, шаровидные, яйцевидные, цилиндрические; с одним или несколькими отверстиями. Клетка прикрепляется к основанию домика с помощью гибкой ножки или может быть свободной. Полагают, что в эволюции данной группы, домики возникали несколько раз, чему есть биохимическое подтверждение.

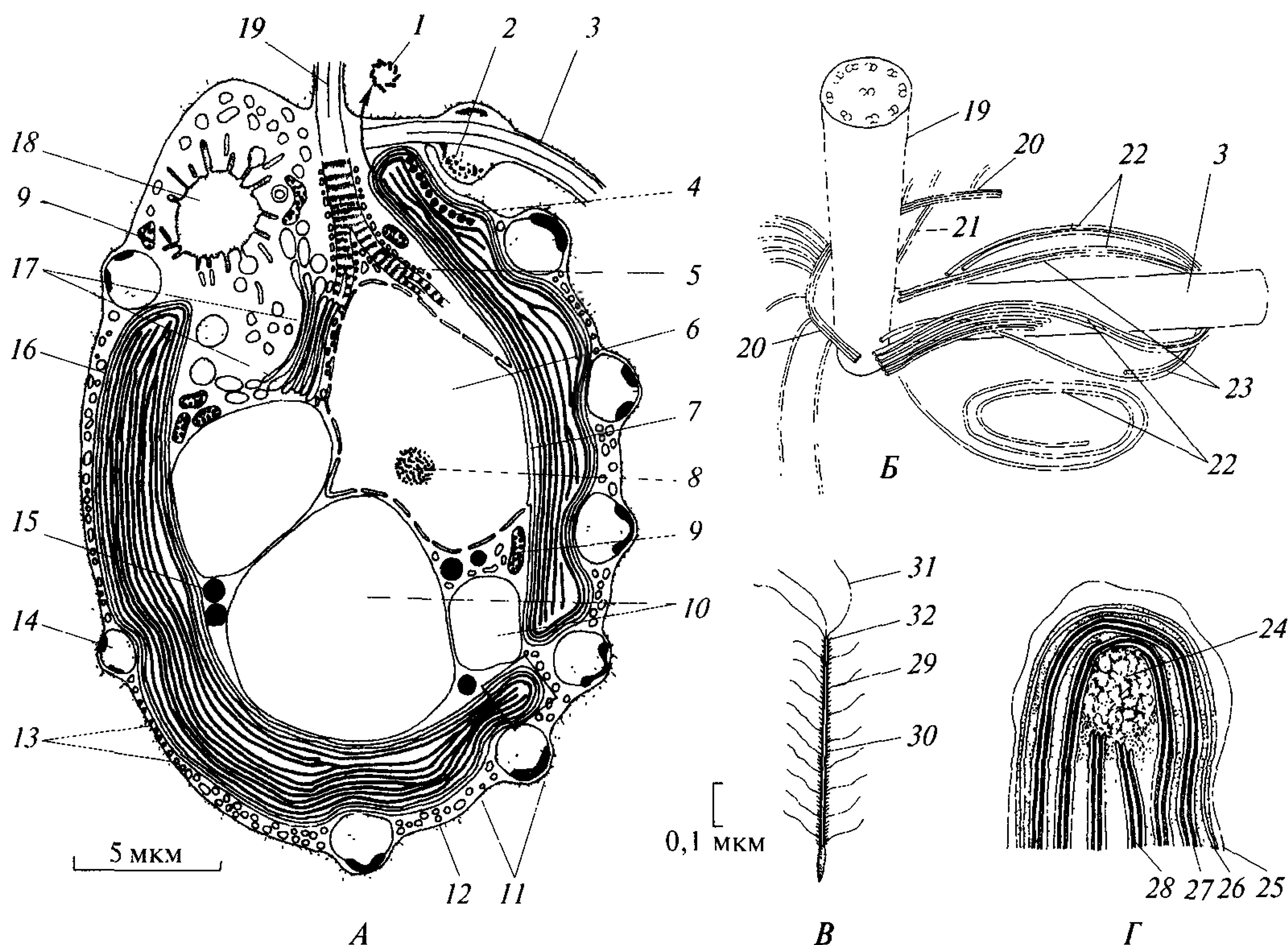


Рис. 247. Золотистая водоросль:

А — строение клетки; *Б* — диаграмма микротрубочковой корешковой системы; *В* — трехчастная мастигонема; *Г* — срез через часть хлоропласта (С. Hoek van den et al., 1995); *1* — базальное тело; *2* — базальное вздутие; *3* — короткий жгутик; *4* — глазок; *5* — ризопласт; *6* — ядро; *7* — ядерная мембрана; *8* — ядрышко; *9* — митохондрия; *10* — вакуоли с хризоламинарином; *11* — слизь; *12* — плазмалемма; *13* — везикулы; *14* — слизистое тело; *15* — липиды; *16* — хлоропласт; *17* — аппарат Гольджи; *18* — пульсирующая вакуоль; *19* — длинный жгутик; *20* — первый корешок (R1); *21* — второй корешок (R2); *22* — третий корешок (R3); *23* — четвертый корешок (R4); *24* — хлоропластный нуклеоид; *25* — хлоропластная эндоплазматическая сеть; *26* — оболочка хлоропласта; *27* — опоясывающая ламелла; *28* — ламелла; *29* — длинный латеральный филамент; *30* — короткий латеральный филамент; *31* — терминальный филамент; *32* — трубчатая часть мастигонемы

Так, домики у *Poterioochromonas* состоят из хитина, у *Dinobryon* — из целлюлозы, у *Epipyxis* — из сцепленных вместе органических чешуек.

Жгутиковый аппарат. Подвижные клетки и стадии обычно несут два неравных апикальных жгутика, которые на месте выхода расположены почти перпендикулярно друг другу. Длинный (передний) жгутик — двигательный, направлен вперед и несет трехчастные мастигонемы, на которых располагаются латеральные (боковые) волоски (рис. 247, *В*) (кроме золотистых водорослей латеральные волоски на мастигонемах имеются еще только у синуровых). Второй жгутик — короткий, гладкий, направлен назад, у некоторых видов покрыт органическими чешуйками. Второй жгутик может частично или полностью редуцироваться, тогда остается лишь его базальное тело. У основания короткого жгутика располагается парабазальное вздутие (рис. 247, *А*).

В переходной зоне жгутиков кроме поперечной пластинки имеется переходная спираль. Корешковая система у золотистых водорослей представлена поперечно-исчерченным фибриллярным корешком — ризопластом, который идет от базальных тел к ядру, и четырьмя микротрубочковыми корешками: R1, R2, R3, R4 (рис. 247; см. рис. 244). Два корешка (R1 и R2) отходят от базального тела переднего жгутика: первый по периферии опоясывает передний конец клетки, от него перпендикулярно отходят вторичные микротрубочки; второй, короткий, корешок проходит между базальными телами. Два корешка (R3 и R4) отходят от заднего жгутика; у фаготрофных представителей третий корешок формирует петлю под коротким жгутиком (см. рис. 247), с ним взаимодействуют микротрубочки четвертого корешка. У нефаготрофных представителей с хорошо видимым только одним жгутиком третий корешок может отсутствовать, или если имеется, то не взаимодействует с четвертым корешком. Строению жгутикового аппарата в последнее время придают большое таксономическое значение при выделении порядков у золотистых водорослей.

Хлоропласты. У этих водорослей хлоропласты окрашены чаще всего в желто-коричневый, золотистый или желто-зеленый, цвет, так как хлорофиллы маскируются каротиноидами — фукоксантином, антераксантином, зеаксантином, неоксантином, виолаксантином. Клетка обычно содержит хлоропласты различной формы: корытовидные, дисковидные, пластинчатые, звездчатые и др. Они покрыты четырьмя мембранами, тилакоиды у них собраны по три, имеется опоясывающая ламелла (отсутствует у *Chromulina nebulosa* и *Chrysamoeba*). В хлоропластах некоторых золотистых водорослей встречаются пиреноиды. У бесцветных представителей, таких, как *Spumella*, *Paraphysomonas*, *Anthophysa*, хлоропласты отсутствуют, но имеются лейкопласты.

Стигма. Не у всех золотистых водорослей встречается стигма. Она устроена просто, расположена в хлоропласте и ориентирована на парабазальное вздутие короткого жгутика (см. рис. 247, *А*).

Питание. Одна из примечательных особенностей золотистых водорослей состоит в том, что в основном они миксотрофы, т.е., имея пластиды, способны поглощать растворенные органические соединения и/или пищевые частички. У некоторых золотистых водорослей тип питания (автотрофный, миксотрофный или гетеротрофный) зависит от условий окружающей среды или клеточного состояния. Фаготрофия очень широко распространена среди золо-

тистых водорослей. Они поглощают бактерии, дрожжи, небольшие эукариотные водоросли и пищевые частички, такие, как крахмальные зерна. Виды *Dinobryon* в олиготрофных озерах способны поглощать 3 бактерии за 5 мин, виды *Ochromonas* — 180—190 бактерий за час на одну клетку водоросли.

Полагают, что все типичные двужгутиковые золотистые водоросли или фаготрофны, или способны к фаготрофии. Причем, их способность к фагоцитозу связана с длиной короткого жгутика, который не должен быть короче 1—2 мкм, так как используется для ловли добычи. Жгутики удерживают пищу, находящуюся между ними, и переносят ее в корзинообразную структуру, которая образуется на поверхности клетки при участии микротрубочковых корешков короткого жгутика. После того как пища попадает в эту корзину, она опускается в клетку в виде пищевой вакуоли. Фаготрофия встречается также у представителей с одним видимым жгутиком и у амебоидных золотистых водорослей, где механизм поглощения пищевых частичек другой.

Другие структуры. *Сократительные вакуоли* встречаются у пресноводных представителей. Их бывает одна или несколько, и расположены они обычно в передней части клетки (см. рис. 247, *А*). Единственная крупная *митохондрия* расположена напротив ядра в передней части клетки. *Экструсомы* представлены слизеносными тельцами и дисковолоцитами (см. рис. 247, *А*).

Ядро, митоз. Цитокинез. В клетках золотистых водорослей содержится одно *ядро*, расположенное в передней части тела. Перед митозом происходит удвоение базальных тел, ризопласт делится на две части. Митоз проходит по типу открытого ортомитоза (редко митоз полузакрытый). Оболочка ядра исчезает в профазе. Центриоли отсутствуют, центром организации микротрубочек становятся ризопласты. В метафазе образуется метафазная пластинка. *Цитокинез* идет с образованием борозды деления.

Размножение. Вегетативное размножение происходит путем продольного деления клетки пополам или фрагментами колонии и слоевища. *Бесполое* раз-

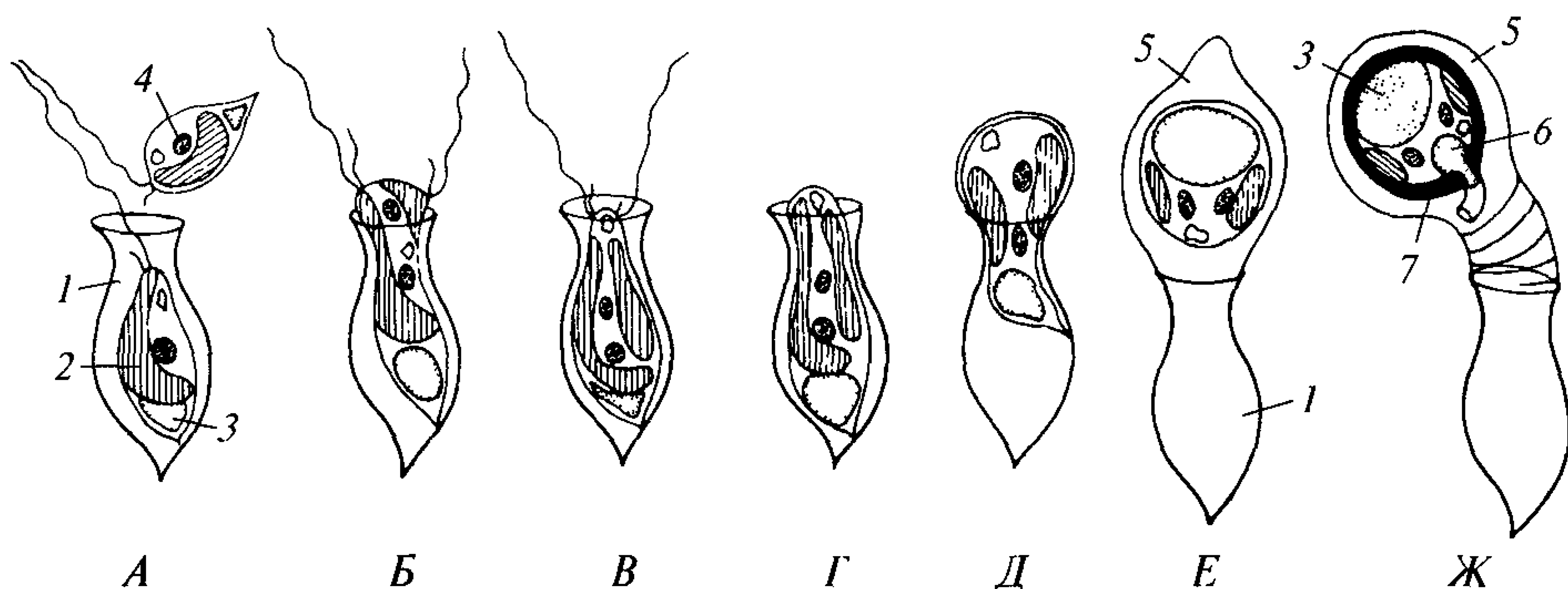


Рис. 248. Половое размножение *Dinobryon cylindricum* (G. R. South, A. Wittick, 1987):

А — контакт гамет; *Б* — плазмогамия; *В* — двуядерная зигота; *Г* — начало образования цисты (исчезли жгутики); *Д* — выделение инцистирующего пузырька и выход из домика; *Е* — незрелая статоциста перед отложением кремнезема; *Ж* — зрелая гипнозигота с окремнелой стенкой цисты и порой, закрытой пробкой: *1* — домик; *2* — хлоропласт; *3* — вакуоль с хризоламинарином; *4* — ядро; *5* — инцистирующийся пузырек; *6* — пробка; *7* — стенка цисты

множение осуществляется с помощью или зооспор, или, реже, апланоспор. *Половое* размножение лучше всего описано у представителей с домиками благодаря хорошо наблюдаемому образованию зигот. Клетки прикрепляются друг к другу в зоне отверстия домика, и их протопласты сливаются, образуя зиготу (рис. 248). Чаще всего половой процесс хологамный.

Стоматоцисты. При неблагоприятных условиях или в результате полового процесса у золотистых водорослей формируются стоматоцисты (статоспоры, кремнезёмные цисты). Название происходит от греч. *stoma* — рот, что отражает уникальную особенность для покоящихся цист — наличие отверстия. Цисты служат для перенесения неблагоприятных условий и формируются в конце весны или поздней осенью. Образование цист связано как с бесполым, так и половым размножением, но процесс их образования один и тот же. Цисты золотистых водорослей эндогенные, образуются под плазмалеммой. Впервые образование эндогенных стоматоцист было описано в 1870 г. русским исследователем Л. С. Ценковским. Образование оболочки цист, как и элементы панциря у диатомей, происходит в везикуле, ограниченной силикалеммой. Внутри пузыря откладывается кремнезём. Когда оболочка цисты сформировалась, часть силикалеммы, обращенная внутрь клетки, становится плазмалеммой цисты, остальная часть утрачивается. Оболочка цист может быть гладкой или нести различные скульптурные образования (шипы, бородавки, кольца, морщины). Цисты всех золотистых водорослей имеют пору, которая в зрелом состоянии замыкается полисахаридной пробочкой. При прорастании цист пробочки растворяются, и поделившийся или неподелившийся протопласт цисты выходит в виде монады или амёбы.

Стоматоцисты встречаются в ископаемых отложениях, возраст которых насчитывает около 80 млн лет, что подтверждает факт существования золотистых водорослей в меловом периоде.

Экология и значение. Золотистые водоросли, как правило, обитают в планктоне, но встречаются и донные, прикрепленные формы. Большинство золотистых водорослей распространены в пресноводных бассейнах умеренного климата, предпочитая слабокислые воды, что связано с образованием у них кислых, а не щелочных фосфатаз. Они необычайно требовательны к содержанию железа в воде, которое используют для синтеза цитохромов. Максимума развития золотистые водоросли достигают в холодное время года: в планктоне они доминируют ранней весной, поздней осенью и зимой. В это время они играют значительную роль как продуценты первичной продукции и служат пищей зоопланктону.

Некоторые золотистые водоросли, например *Uroglena* и *Dinobryon*, развиваясь в массовом количестве, способны вызывать цветение воды. Они выделяют альдегиды и кетоны, которые могут придавать воде неприятный запах и вкус, а *Uroglena volvox* — токсичные для рыб жирные кислоты.

Цисты золотистых водорослей, встречаемые в осадках со дна водоемов, используют в качестве экологических индикаторов для изучения условий окружающей среды в прошлом и настоящем.

Филогения. Еще А. Пашер (1914, 1931) объединял золотистые водоросли в одну эволюционную филу вместе с желтозелеными и диатомовыми водорослями. Дальнейшие исследования подтвердили и развили взгляды Пашера, в результате чего группы родственных водорослей, монадные клетки которых

на жгутиках несут трехчастные мастигонемы, были объединены в монофилитичный отдел охрофитовые водоросли. Долгое время золотистые водоросли рассматривались как наиболее примитивные в данной группе, однако в современных схемах самой примитивной группой в этом отделе считают эвстигматофициевые. Данные молекулярной биологии поддерживают это представление и также свидетельствуют о большой близости золотистых водорослей и синуровых (см. рис. 232).

Разнообразие и систематика. В связи с накоплением новых данных по цитологии, биохимии, физиологии и молекулярной биологии объем золотистых водорослей и их систематика постоянно пересматриваются. Предложенная в 1995 г. система золотистых водорослей (H. R. Preisig, 1995) также не отражает действительного положения вещей, так как три порядка из шести, выделенных в системе, — Bicosoecales, Sarcinochrysidales и Chrysomeridiales — уже не относятся к классу золотистых водорослей. Авторы данного учебника придерживаются в вопросе о разделении одножгутиковых и двужгутиковых представителей точки зрения P. Bourrelly (1981), но с дополнениями из R. A. Andersen et al., 1999. Класс содержит порядки: Ochromonadales, Chromulinales, Chrysosphaerales*, Hibberdiales, Hydrurales, Phaeoplacales* (отмеченные звездочкой порядки далее не рассматриваются).

Порядок охромонадовые — Ochromonadales

Сюда относят голые формы с двумя неравными жгутиками (при наблюдении под оптическим микроскопом). Третий микротрубочковый корешок образует петлю под коротким жгутиком.

Род охромонас — Ochromonas (рис. 249, *Б*) включает одноклеточные, окрашенные в золотистый цвет монады с двумя гетероморфными жгутиками. Клетки одеты только плазмалеммой. На переднем конце клетки видны сократительная вакуоль и глазок, на заднем конце — вакуоль с хризоламинарином. В клетках часто можно различить непереваренные частички, например клетки водорослей. Размножается вегетативно, борозда деления начинается у переднего конца клетки между двумя парами жгутиковых оснований. Представители рода предпочитают олиготрофные пресные воды, но имеются и морские представители. Полагают, что род полифилетичный, что даст основание для пересмотра его объема.

Род динобрион — Dinobryon (рис. 249, *Г*) объединяет одноклеточных и колониальных представителей как свободноплавающих, так и прикрепленных. Монады сидят в вазообразных домиках, образованных целлюлозными микрофибриллами с петлеобразным расположением. Базальный конус домика состоит из продольно ориентированных микрофибрилл. Помимо целлюлозы в состав домика входит и большое количество аминокислот. Кустикообразная форма колоний связана со способом вегетативного деления клеток, когда одна из дочерних клеток, покидая родительский домик, прикрепляется к его отверстию. Вращаясь вокруг своей оси, она формирует собственный домик. Родительский домик могут покинуть и обе дочерние клетки. Клетки содержат один или два хлоропласта, на переднем конце клетки видны глазок и две сократительные вакуоли. Хризоламинарин расположен в вакуоли на заднем конце клетки. Размножение вегетативное и половое (см. рис. 248).

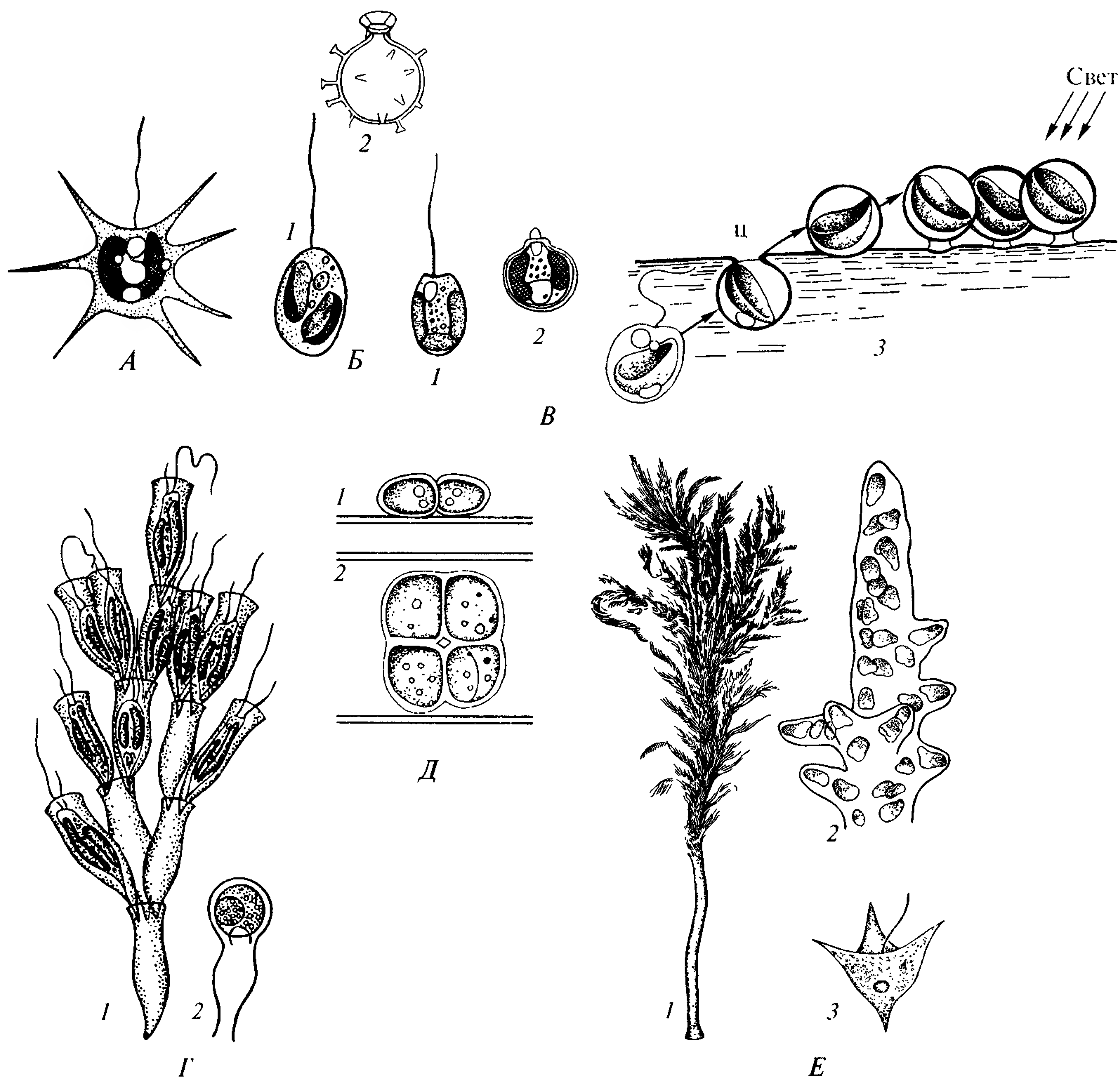


Рис. 249. Золотистые водоросли (Л.Л. Великанов и др., 1981):

А — *Chrysamoeba*; *Б* — *Ochromonas*: *1* — внешний вид, *2* — циста; *В* — *Chromulina*: *1* — внешний вид, *2* — циста, *3* — схема образования пленки из цист; *Г* — *Dinobryon*: *1* — общий вид колонии, *2* — циста; *Д* — *Hibberdia* на нитчатой водоросли: *1* — сбоку, *2* — сверху; *Е* — *Hydrurus foetidus*: *1* — общий вид колонии, *2* — кончик ветви, *3* — зооспора

Зигота превращается в стоматоцисту. Представители рода обитают в пресных водах.

Порядок хромулиновые — Chromulinales

К этому порядку относят организмы с монадным, пальмеллоидным и амебоидным типами дифференциации таллома. Монадные клетки с одним жгутиком, видимым в световой микроскоп.

Род хризамеба — Chrysamoeba (см. рис. 249, *А*) — пресноводные амебоидные водоросли, они имеют в жизненном цикле жгутиковую стадию с сильно

редуцированным гладким жгутиком. Некоторые виды обитают в гиалиновых клетках мха сфагнума.

Род хромулина — Chromulina (см. рис. 249, *В*) — один из самых крупных родов золотистых водорослей (около 120 видов). Это — одноклеточные свободноплавающие организмы. Клетки голые; имеется одна или две золотистые пластиды. Встречаются как в пресных, так и в морских водах.

Порядок гиббердиевые — Hibberdiales

Монотипный порядок. *Hibberdia magna* (=*Chrysosphaera magna*) имеет две стадии в жизненном цикле: колониальную пальмеллоидную неподвижную (см. рис. 249, *Д*) и одноклеточную монадную подвижную. При световой микроскопии у монадной стадии виден только один жгутик. К особенностям строения жгутикового аппарата относятся расположение под тупым углом базальных тел и то, что микротрубочковые корешки не формируют петлю под вторым жгутиком. Уникальной особенностью среди водорослей является наличие у *Hibberdia* помимо фукоксантина еще одного дополнительного светособирающего каротиноидного пигмента — антераксантина.

Порядок гидрурусовые — Hydrurales

К этому порядку относятся представители с пальмеллоидным (*Hydrurus*, *Celloniella*) и псевдопаренхиматозным (*Phaedermatium*) типами дифференциации таллома. Для порядка характерно наличие уникальных зооспор тетраэдрической формы, которая поддерживается скелетом из микротрубочек, производных первого корешка. В отличие от фаготрофных двужгутиковых золотистых водорослей жгутиковые корешки у гидрурусовых не образуют петлю под вторым жгутиком, на длинном переднем жгутике отсутствуют трехчастные мастигонемы, а короткий задний лишен пары центральных микротрубочек. Фоторецептор отсутствует. Митоз полузакрытый.

Род гидрурус — Hydrurus (рис. 249, *Е*; см. рис. 35, *В*, т. 1) — наиболее дифференцированная группа среди пальмеллоидных форм водорослей. Его таллом представляет собой крупные (до 30 см длиной) слизистые колонии, имеющие вид коричневых разветвленных шнуров, часто издающих очень неприятный запах. В колониях можно различить главный ствол и боковые разветвления. В клетках, погруженных в общую слизь, содержится по одному чашевидному хроматофору, несколько сократительных вакуолей. Клетки более рыхло расположены по периферии колонии и более плотно в середине. Рост таллома может осуществляться только за счет деления апикальных клеток. При бесполом размножении в клетках боковых ветвей формируются зооспоры. Иногда образуются шаровидные цисты. Встречается *Hydrurus* в горных ручьях и реках с холодной водой, где его колонии прикрепляются к камням и другим субстратам.

Класс синурофициевые (синуровые) водоросли — Synurophyceae

Название класс получил по типовому роду *Synura* (от греч. *syn* — вместе с, *ura* — хвост).

Общая характеристика

1. Все представители — одноклеточные или колониальные монады.

2. Клетки с двумя или одним видимым жгутиком, оба жгутика направлены вперед (рис. 250), на мастигонемах присутствуют латеральные волоски, на обоих жгутиках может находиться базальное вздутие.

3. Пластиды с характерными особенностями охрофитов, но хлоропластная ДНК не собрана в круг, и наружная мембрана ядра может не переходить в наружную мебрану ХЭС.

4. Присутствуют хлорофиллы *a* и c_1, наиболее важные дополнительные пигменты — фукоксантин и виолаксантин.

5. Глазок отсутствует.

6. Запасной продукт хризоламинарин откладывается вне хлоропласта.

7. Митохондрии с трубчатыми кристами (см. рис. 22, *Б*, т. 1).

8. Клетка покрыта панцирем из кремнеземных чешуек.

9. Митоз плохо изучен.

10. Размножение преимущественно вегетативное, описан половой процесс (см. рис. 251).

11. Жизненный цикл, возможно, гаплобионтный с зиготической редукцией.

12. Характерно образование покоящихся стадий — стоматоцист.

13. Обитают в пресных водах.

Жгутики. Синуровые — небольшая группа пресноводных монад. У одних представителей (например, *Synura*) на переднем конце клетки находятся два видимых жгутика, из которых более короткий гладкий жгутик расположен почти параллельно длинному перистому (рис. 250). У других, таких, как *Mallomonas*, короткий жгутик не выходит за пределы тела. Один или оба жгутика покрыты снаружи мелкими органическими чешуйками. В основании обоих жгутиков могут находиться базальные вздутия, в которых присутствует флавин. В то же время у ряда представителей базальные вздутия отсутствуют. Корешковая система у синуровых имеет ряд особенностей (см. рис. 244). Так, у *Mallomonas* присутствует только один микротрубочковый корешок, у *Synura* — два. Первый корешок состоит из трех микротрубочек, огибает базальные тела жгутиков, закручиваясь по часовой стрелке. От него отходят многочисленные вторичные микротрубочки. Второй ко-

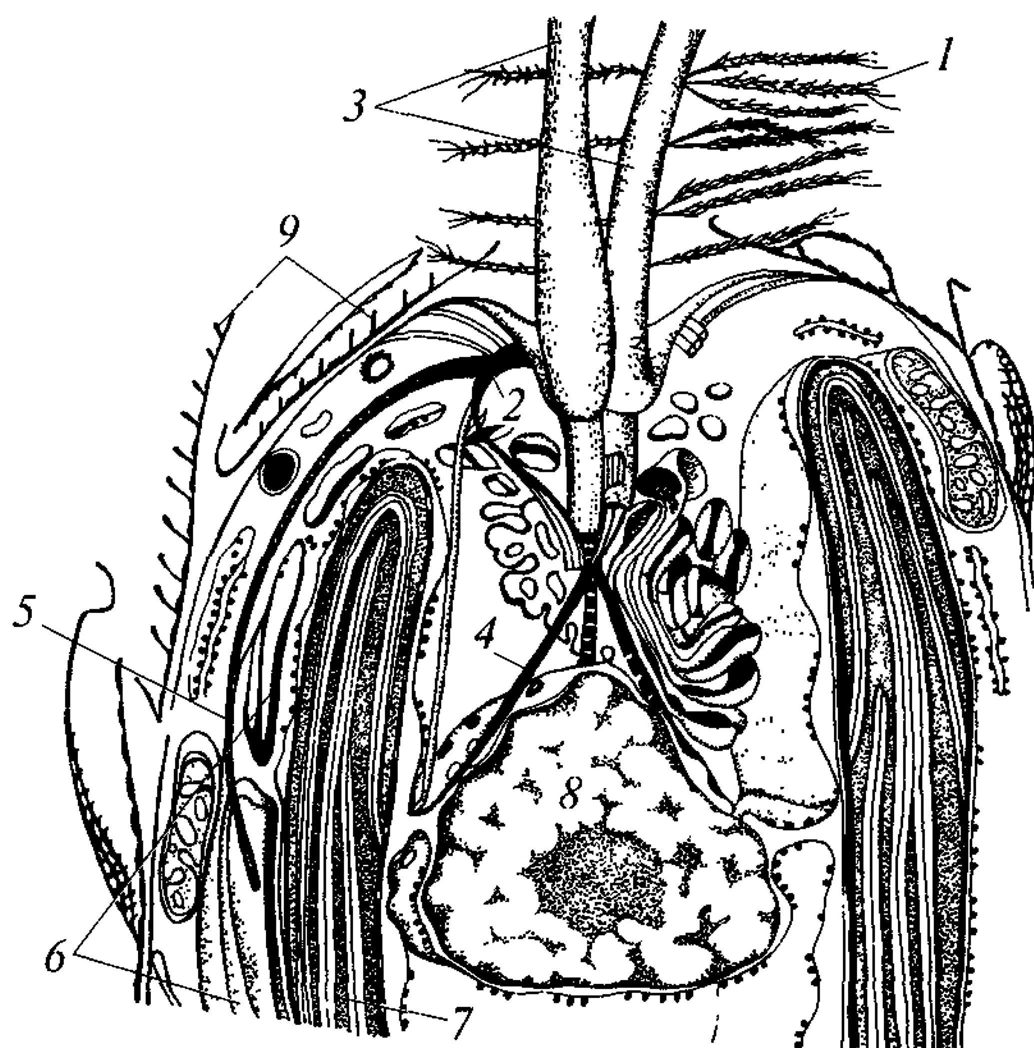


Рис. 250. Схема строения передней части клетки *Synura* (J.-P. Mignot, G. Brugerolle, 1982):

1 — мастигонемы; *2* — микротрубочковый корешок; *3* — жгутики; *4* — ризопласт; *5* — микротрубочки; *6* — матричные пузырьки на поверхности хлоропласта (*7*), в которых формируются чешуйки; *8* — ядро; *9* — чешуйки

решок состоит из 2 микротрубочек, идет параллельно петле первого жгутика. Помимо микротрубочковых корешков у синуровых хорошо развит ризопласт (см. рис. 250). Он берет начало от базальных тел, далее разветвляется на несколько пучков и охватывает переднюю часть ядра. В нем обнаружен сократительный белок центрин. Базальные тела жгутиков расположены параллельно и соединены тремя исчерченными фибриллярными полосками.

Хлоропласты. У синуровых имеется обычно 1—2 хлоропласта на клетку. Как у всех охрофитовых, они покрыты четырьмя мембранами, ламеллы трехтилакоидные, опоясывающая ламелла присутствует. Наружная мембрана ядра переходит в наружную мембрану ХЭС только у *Mallomonas*. Пиреноид имеется у некоторых представителей, в нем отсутствуют тилакоиды.

Другие структуры. В одной клетке находится несколько *митохондрий*. Они расположены вокруг ядра. *Аппарат Гольджи* представлен единственной диктиосомой, находящейся впереди ядра.

Ядро, митоз, цитокинез. В передней части клетки имеется одно *ядро*, содержащее до 4 ядрышек. *Митоз* у синуровых изучен плохо. В метафазе оболочка ядра формирует отверстия в полярных областях. Ризопласты, вероятно, функционируют как центры организации микротрубочек веретена. *Цитокинез* происходит за счет образования борозды деления.

Размножение. У одноклеточных представителей размножение осуществляется продольным делением клетки пополам, у колониальных — фрагментами колоний. Половой процесс — изогамия, но гаметы сливаются задними концами (рис. 251). Полагают, что место редукционного деления у синуровых связано с прорастанием зиготы.

Синуровые, как и золотистые водоросли, формируют *эндогенные цисты* (см. рис. 251), оболочка которых содержит кремнезем.

Покровы. Поверхность клеток покрыта кремнеземными чешуйками. Они расположены черепицеобразно и по спирали: передний конец одной чешуйки налегает на задний конец другой, а левый край одной — на правый край соседней. Чешуйки формируются в особых уплощенных пузырьках, продуцируемых в аппарате Гольджи. Пузырьки одной стороной своей поверхности прикрепляются к наружной мембране хлоропластной эндоплазматической сети (см. рис. 250). Чешуйки сцементированы органическим веществом в *панцирь*. При делении клеток дочерние особи получают половину чешуек, вторую половину они достраивают заново. При недостатке в воде кремния могут возникать клетки, покрытые панцирем не полностью или голые. В отличие от диатомовых такие клетки способны к дальнейшему делению.

Экология и значение. Все представители класса — пресноводные планктонные фототрофы. Наибольшего обилия и разнообразия они достигают в водах с нейтральным или слегка кислым значением pH. Развиваясь в планктоне, синуровые являются важным компонентом пищевых цепей. Известны случаи цветения воды, вызванного *Synura*, при этом вода приобретала неприятный запах.

Кремнеземные чешуйки синуровых сохраняются в озерных отложениях и могут быть использованы в палеолимнологических реконструкциях состояния окружающей среды в прошлом.

Филогения. Класс был выделен R. A. Andersen в 1987 г. из золотистых водорослей на основании ряда признаков: оба жгутика направлены вперед; в пере-

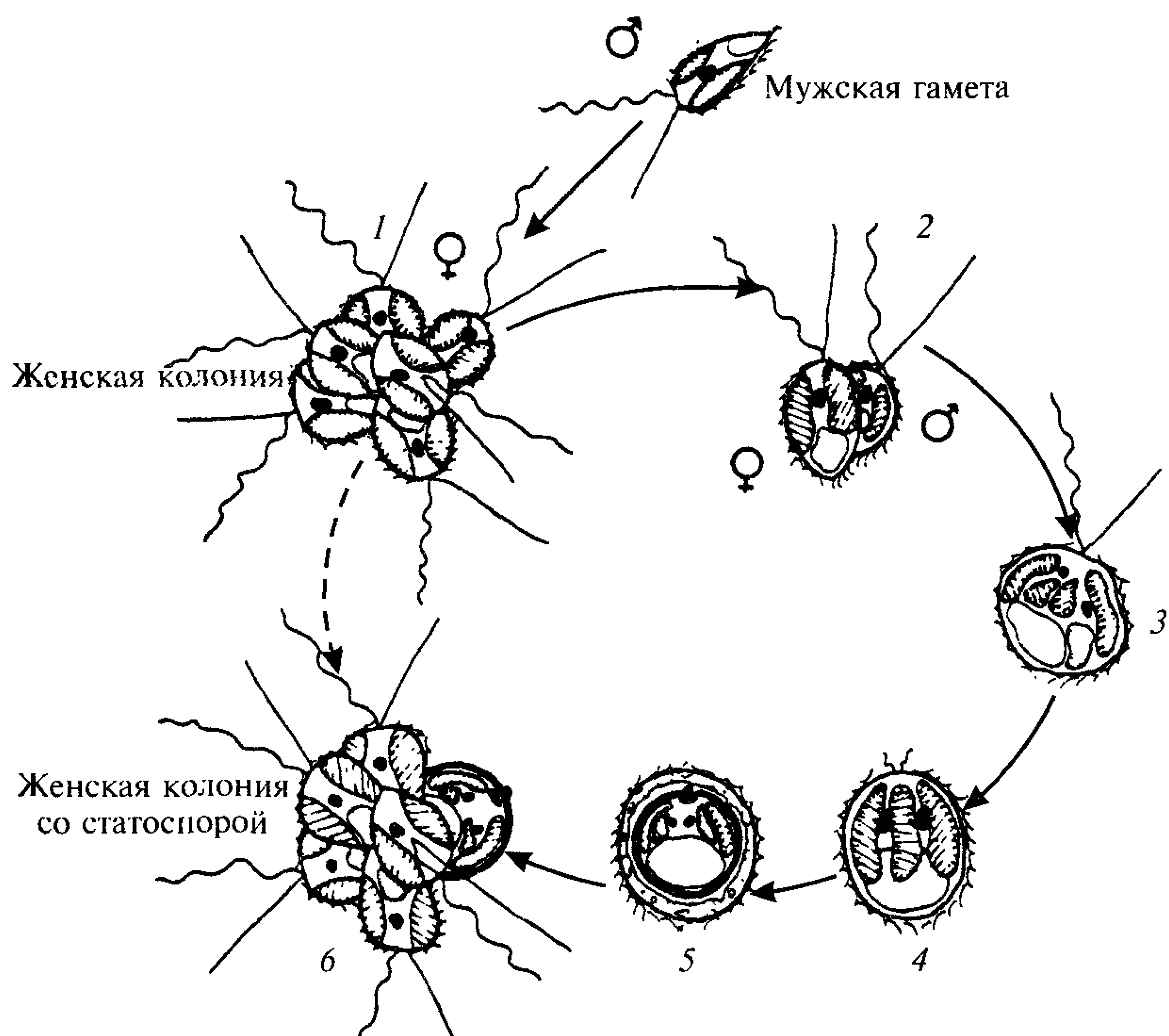


Рис. 251. Половой процесс и образование цист у *Synura petersenii* (C. D. Sandgren, J. Flanagin, 1986):

1 — первоначальный контакт мужской и женской гамет; *2* — ранняя стадия плазмогамии; *3* — двужгутиковая планозигота, покрытая чешуйками и содержащая четыре пластиды, два ядра и две везикулы с хризоламинарином; *4* — ранняя стадия формирования цисты; *5* — зрелая зиготическая статоспора, содержащая четыре редуцированных пластиды и два ядра (часть цитоплазмы и слой вегетативных чешуек остается снаружи стенки цисты); *6* — зрелая статоспора

ходной *спирали* большее количество витков (спираль отсутствует у *Mallomonas*); корешковая система представлена ризопластом и отходящим от него первым микротрубочковым корешком (у некоторых еще присутствует третий корешок); жгутиковые клетки имеют базальные вздутия часто на каждом жгутике; глазок отсутствует; отсутствует хлорофилл c_2: связь между наружной ядерной мембраной и наружной мембраной хлоропластной эндоплазматической сети имеется только у *Mallomonas*; хлоропластная ДНК не собрана в круг; не известно ни одного фаготрофного представителя; поверхность клеток обычно покрыта панцирем из кремнеземных чешуек, формирующихся в пузырьках на внешней поверхности хлоропласта.

Методами молекулярной биологии показана монофилитичность группы синуровых. Что касается их связей с другими представителями охрофитовых, то, согласно одной точке зрения, они очень близки к золотистым водорослям (см. рис. 232), а по другой — значительно ближе к диатомовым и пединеллофициевым.

Разнообразие и систематика. Все представители класса относятся к единственному **порядку синуровых** — **Synurales**. Объем класса насчитывает 6 родов,

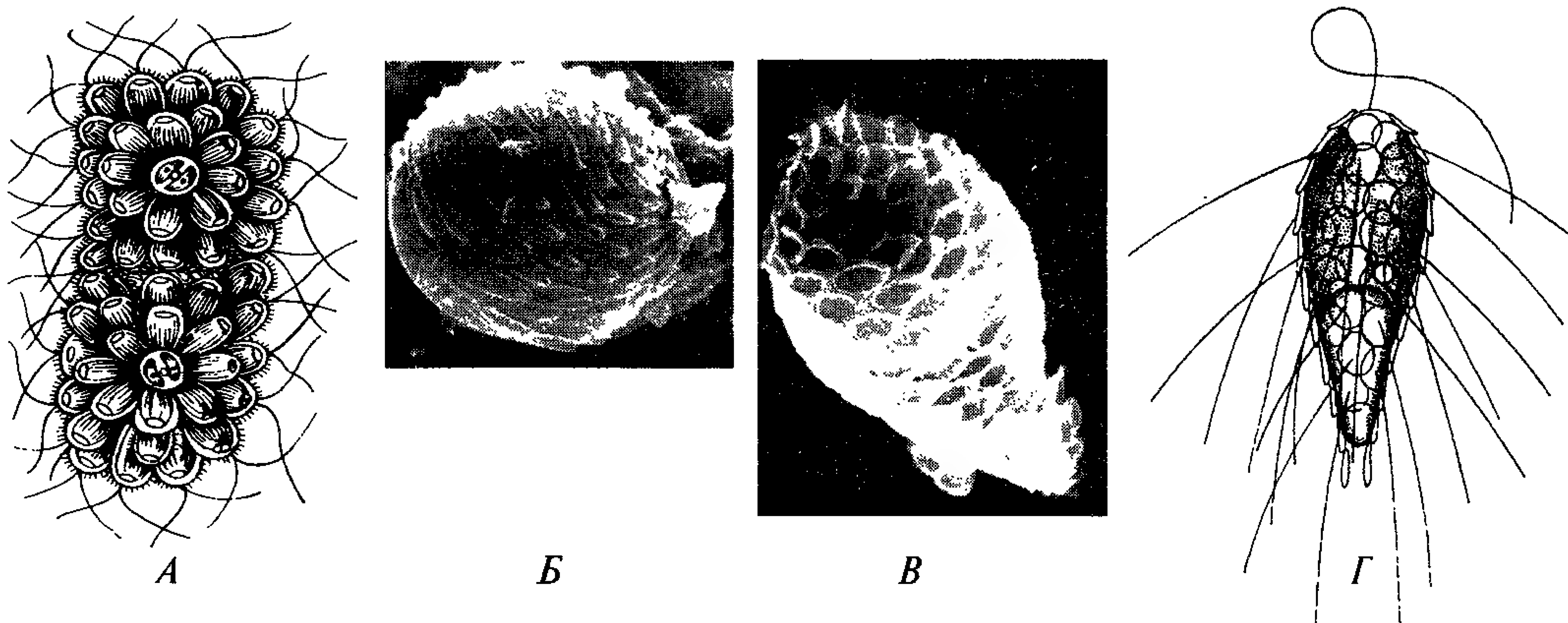


Рис. 252. Синуровые водоросли.

Synura: *А* — делящаяся колония; *Б* — образование статоспоры Mallomonas; *В* — образование статоспоры, *Г* — внешний вид (фото Г. А. Беляковой)

два из которых объединяют одноклеточных представителей, четыре колониальных.

Род синура — Synura (рис. 252, *А*) — колониальная водоросль. Сферические колонии образованы клетками, соединенными оттянутыми задними концами. На переднем конце клеток расположены два неравных по длине жгутика. Клетки с двумя пристеночными хлоропластами покрыты чешуйками, как черепицей. Размножение чаще всего вегетативное, для некоторых сообщается о половом процессе (см. рис. 250). Часто во всех клетках колонии возникают цисты (252, *Б*).

Род малломонас — Mallomonas (рис. 252, *В*, *Г*) — одноклеточная монада с хорошо заметным одним жгутиком. Клетка покрыта чешуйками черепитчато и по спирали, некоторые из них несут игловидные шипы. Клетки имеют один раздвоенный хлоропласт. Для ряда представителей описан половой процесс — хологамия.

Класс пелагофициевые водоросли — Pelagophyceae

Класс назван по типовому роду *Pelagomonas* (от греч. *pelagos* — море, водная толща). Возможно, класс следует переименовать, в связи с тем что среди бурых водорослей уже имеется род *Pelagophycus*, который не имеет никакого отношения к классу пелагофициевых. В данном пособии признан объем класса, включая порядок Sarcinochrysidales s.s. без семейств Phaeosaccionaceae и Chrysomeridaceae.

Общая характеристика

1. Одноклеточные, колониальные и многоклеточные представители с монадным, коккоидным, пальмеллоидным и нитчатым типами дифференциации таллома.

2. Жгутики гетероморфные, длинный покрыт двумя рядами двухчастных или трехчастных мастигонем, параксиальный тяж имеется или отсутствует.

В переходной зоне жгутика находится переходная спираль с небольшим числом витков, расположенная между двумя переходными пластинками, корешковая система редуцированная или отсутствует.

3. Хлоропласты имеют строение, характерное для охрофит (рис. 253), за исключением того, что вся хлоропластная ДНК не собрана в кольцо.

4. Пигменты — хлорофиллы *a* и c_1, c_2, c_3; из каротиноидов наиболее важные фукоксантин, а также диадиноксантин, диатоксантин, иногда 19′-бутанокси-фукоксантин; виолаксантин отсутствует.

5. Стигма отсутствует.

6. Запасные продукты — хризоламинарин и липиды.

7. Митохондрии с трубчатыми кристами (см. рис. 22, *Б*, т. 1).

8. Клетки могут быть голыми или покрытыми органической текой, слизью или целлюлозной оболочкой.

9. Планктонные и бентосные морские формы.

Жгутики. Эта небольшая группа организмов, насчитывающая около десятка родов, имеет важное значение для природы и жизнедеятельности человека. Группа на сегодняшний день плохо изучена и включает как пикопланктонные формы, так и макроскопические прикрепленные талломы. Монадные клетки могут нести или один жгутик, закрепленный на заднем конце тела, но направленный вверх (*Pelagomonas*, рис. 253), или два неравных латеральных жгу-

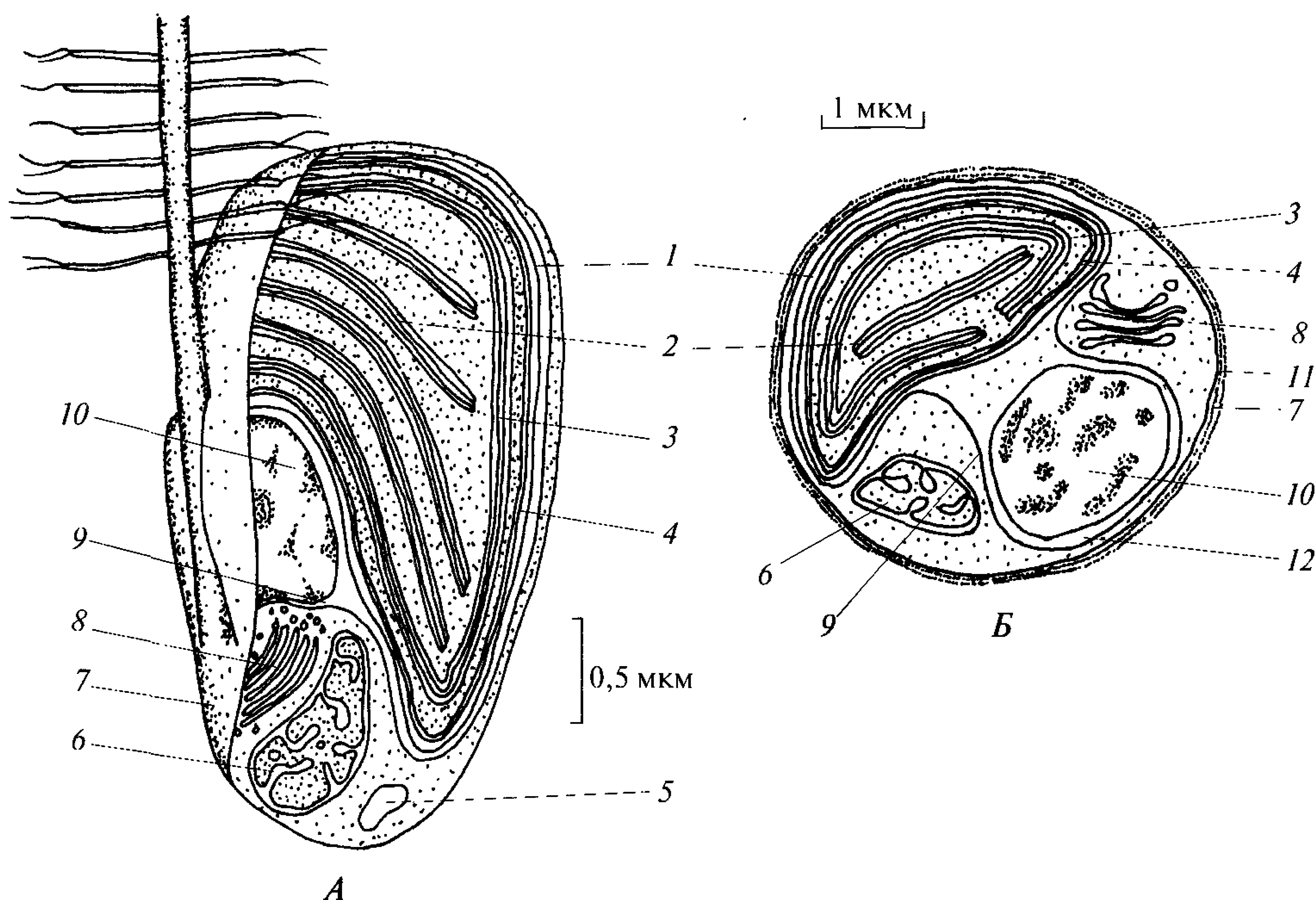


Рис. 253. Пелагофициевые водоросли (R. E. Lee, 1999):

А — *Pelagomonas*; *Б* — *Pelagococcus*; *1* — хлоропластная ЭПС; *2* — ламелла; *3* — опоясывающая ламелла; *4* — оболочка хлоропласта; *5* — вакуоль с хризоламинарином; *6* — митохондрия; *7* — клеточная стенка; *8* — аппарат Гольджи; *9* — соединение между хлоропластной ЭПС и оболочкой ядра; *10* — ядро; *11* — плазмалемма; *12* — оболочка ядра

тика (зооспоры Sarcinochrysidales). Жгутик бывает утолщен за счет присутствия в нем параксиального тяжа. Длинный жгутик у Sarcinochrysidales несет два ряда трехчастных мастигонем, короткий жгутик гладкий, при основании имеет базальное вздутие. В то же время единственный жгутик у *Pelagomonas* покрыт двухчастными мастигонемами, как и у болидофициевых. У таких мастигонем отсутствует хорошо развитое вздутое основание. Остается открытым вопрос о том, являются ли двухчастные мастигонемы пелагофициевых примитивным признаком или вторичным упрощением.

Переходная зона у всех изученных пелагофициевых устроена одинаково, в то время как корешковая система может быть редуцирована или отсутствовать. У *Pelagomonas* при отсутствии корешковой системы имеется всего одно базальное тело. Своим нижним концом оно упирается в плазмалемму на заднем конце клетки.

Хлоропласты. Для охрофитовых водорослей хлоропласты имеют типичное строение (см. рис. 253), но со своеобразным набором пигментов. Хлоропластная ДНК не собрана в кольцо; глазок отсутствует. Хлоропласты окрашены в золотисто-коричневый цвет, так как хлорофиллы маскируются фукоксантином.

Другие структуры. В клетках могут содержаться *эжектосомы* — колбасовидные структуры с мембраной, состоящей из двух или более концентрических кругов.

Митоз. Особенности *митоза* изучены только у *Pelagococcus*. Наружная ядерная мембрана соединена с перипластидной эндоплазматической сетью на протяжении всего митоза. Две центриоли появляются в профазе и функционируют как центры организации микротрубочек. Веретено формируется вне ядра. Ядерная мембрана остается интактной, за исключением полюсов веретена. При расхождении хромосом к полюсам веретено удлиняется, ядерная оболочка разрушается и вновь образуется вокруг каждого дочернего ядра.

Экология и значение. Все представители пелагофициевых обитают в морях и океанах, где встречаются как в планктоне, так и в бентосе. Развиваясь в массе, *Aureococcus* и *Aureoumbria* вызывают на побережье США «коричневые приливы». Образование этими водорослями токсических веществ не показано, однако во время «коричневых приливов» они плотно покрывают поверхность воды и препятствуют проникновению света в ее толщу. Это приводит к гибели водорослей-макрофитов. Через плотное «цветение» птицы не могут видеть в воде рыбу, которой питаются, и вынуждены покидать свои привычные места обитания. По некоторым оценкам, ущерб от «коричневых приливов», вызванных развитием *Aureococcus*, в хозяйствах, занимающихся марикультурой моллюсков, может достигать нескольких миллионов долларов. Сообщают также о негативном влиянии таких приливов на откладывание яиц копеподами, на сокращение популяций цилиат.

Известно, что сарцинохризиевые принимали участие в формировании морских нефтяных отложений. Полагают, что они могли встречаться в период времени от 500 до 360 млн лет назад.

Филогения. Ранее представителей этого класса относили к золотистым водорослям. В результате анализа 18S рРНК и ультраструктурных исследований показано, что этот класс относится к группе охрофитовых, правда, при значительной обособленности по отношению к представителям из других клас-

сов. Обнаружено сходство в структуре жгутикового аппарата пелагофициевых с диктиоховыми, пединелловыми и ризохромулиновыми, поэтому в ряде систем их объединяют в одну таксономическую группу, например в ранге порядка в классе диктиоховых.

Положение сарцинохризиевых в системе водорослей долгое время было спорным. На основании латерального расположения жгутиков, наличия целлюлозы в клеточной стенке их сближали с бурыми водорослями. Однако зооспоры сарцинохризиевых имеют более редуцированный жгутиковый аппарат, у них отсутствует глазок, и они покрыты оболочкой. С пелагофициевыми их связывают сходство дополнительных пигментов, наличие опоясывающей ламеллы, отсутствие глазка, структура базальной части жгутиков. Анализ последовательности SSU rDNA также подтвердил их родство с пелагофициевыми.

Разнообразие и систематика. Класс был описан в 1993 г. R.A. Andersen et al. В настоящее время к этой группе относят по крайней мере 8 родов, сгруппированных в два порядка: **пелагомонадовые — Pelagomonadales** и **сарцинохризиевые — Sarcinochrysidales** (далее не рассматривается).

Род пелагомонас — Pelagomonas (см. рис. 253, *А*) имеет клетки овальной формы 1—3 мкм в диаметре с единственным длинным, хорошо заметным (за счет наличия параксиального тяжа) жгутиком. Длина жгутика в 2—3 раза превосходит длину клетки. Он закреплен на заднем конце клетки, лежит в продольной борозде, из которой выступает на переднем конце клетки и направлен вперед. Хлоропласт один. Одна или несколько запасающих вакуолей расположены у переднего конца клетки.

Род пелагококкус — Pelagococcus (см. рис. 253, *Б*) — коккоидная водоросль с хлоропластом золотисто-зеленого цвета. Широко распространена в пикопланктоне Мирового океана. Жгутиковые стадии в жизненном цикле отсутствуют. Пигментная система представлена хлорофиллами a, c_2, c_3, из каротиноидных пигментов наиболее важными являются диадиноксантин и два производных фукоксантина.

Класс пединеллофициевые водоросли — Pedinellophyceae

Класс назван по типовому роду *Pedinella* (от греч. *pedon* — лопасть весла, рулевое весло).

Общая характеристика

1. Одноклеточные и колониальные радиально-симметричные монадные представители с аксоподиями и стебельком.

2. Видимый жгутик один с 1—2 рядами трубчатых трехчастных мастигонем и параксиальным тяжем (рис. 254), второй жгутик сильно редуцирован. В переходной зоне переходная спираль может отсутствовать, но обязательно присутствует переходная пластинка.

3. Пластиды имеют характерные особенности для охрофитовых (рис. 254, *В*). Пиреноид может присутствовать.

4. Пигменты — хлорофиллы a, c_1, c_2, имеется фукоксантин.

5. Глазок отсутствует.

6. Митохондрии с трубчатыми кристами (см. рис. 22, *Б*, т. 1).

7. В цитоплазме расположены триады микротрубочек; с одного конца они связаны с оболочкой ядра, а другим концом — с плазмалеммой или заходят в аксоподии.

8. Мукоцисты расположены в аксоподиях, стебельке и под плазмалеммой.

9. Клетки голые, у некоторых представителей поверх плазмалеммы располагаются органические целлюлозные чешуйки (рис. 254).

10. Имеются неокремнелые цисты.

11. Преимущественно морские представители, некоторые обитают в пресных водах.

У свободноплавающих форм аксоподии (тонкие цитоплазматические отростки, состоящие из пучка микротрубочек) отходят радиально от всего тела. Вокруг жгутика они могут образовывать венчик щупалец. От нижнего конца клетки отходит стебелек, с помощью которого водоросли могут прикрепляться к субстрату (рис. 254, *А*, *Б*). У плавающих форм он волочится сзади, с его помощью монады могут быстро менять направление движения. И жгутик, и стебелек сидят в небольших углублениях клетки.

Жгутики. Жгутик может быть крыловидно расширен, в этом расширении располагается параксиальный тяж. Микрофибриллы тяжа не группируются в пучок, а свободно тянутся вдоль аксонемы, занимая значительный объем жгутика. В переходной зоне спираль развита слабо, состоит из двух витков. Если переходная спираль отсутствует, то имеется переходная пластинка с небольшим углублением. Базальные тела расположены или под небольшим, или под прямым углом. От базальных тел к ядру идут фибриллярные тяжи. Пока не найдены микротрубочковые и поперечно исчерченные корешки.

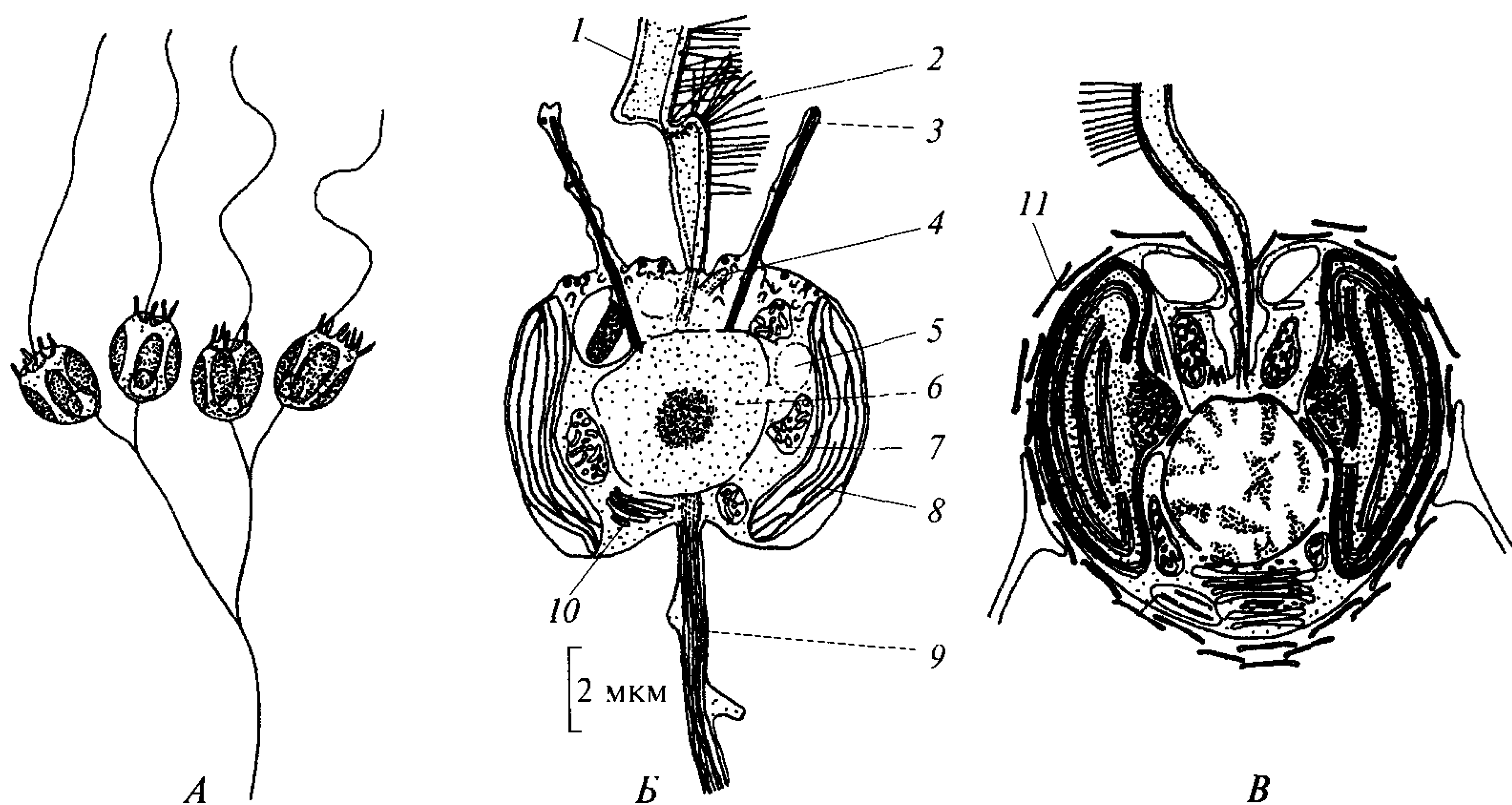


Рис. 254. Пединеллофициевые водоросли (R. E. Lee, 1999):

А — колония *Pedinella*; *Б* – схема строения клетки *Pedinella*; *В* — схема строения клетки *Apedinella*; *1* — жгутик; *2* — мастигонемы; *3* — аксоподия; *4* — базальное тело; *5* — вакуоль; *6* — ядро; *7* — митохондрия; *8* — хлоропласт; *9* — стебелек; *10* — аппарат Гольджи; *11* — чешуйка

Хлоропласты. В клетках может быть от 3 до 6 хлоропластов типичного для охрофитов строения, часто с погруженным пиреноидом. Практически все представители с хлоропластами — миксотрофы. С помощью аксоподий они улавливают бактерии, которые перевариваются затем в пищеварительных вакуолях. Среди пединеллофициевых существуют и гетеротрофные представители, лишенные хлоропластов. У *Pteridomonas* и *Ciliophrys* присутствуют лейкопласты. Амплифицирование и сиквенирование гена *rbc*L из этих организмов показало, что они произошли от фототрофного предка.

Другие структуры. Почти в центре клетки расположено одно *ядро* с одним ядрышком, *митохондрии* немногочисленные, *аппарат Гольджи* представлен крупной диктиосомой, расположенной позади ядра (рис. 254, *Б*, *В*).

Клетки голые, только у *Apedinella* в аппарате Гольджи формируются целлюлозные чешуйки, которые затем откладываются на поверхности клетки. Клетки у нее покрыты двумя типами органических чешуек: простыми овальными и с длинными шипами (см. рис. 254, *В*).

Педииеллофициевые способны формировать цисты. Но в отличие от цист синуровых и золотистых водорослей они не содержат в своих стенках кремний. В наружном слое их трехслойной стенки откладывается железо. Именно цисты *Pseudopedinella* окрашивают весной в желтый цвет нижнюю поверхность льда во фьордах Норвегии.

Филогения. На протяжении длительного времени одна часть родов railway педи-нелловых водорослей изучалась ботаниками, а другая — зоологами. В ботанических классификациях пединелловые включали в золотистые водоросли, а зоологических гетеротрофных представителей относили к актинофриидным солнечникам. Серией работ было показано принципиальное сходство этих групп организмов, а наличие или отсутствие фотосинтетических пигментов не может препятствовать их объединению, тем более что окрашенные представители способны к фаготрофному способу питания. По своему строению они, с одной стороны, близки к актинофриидным солнечникам (отсутствие скелета, наличие аксоподий, микротрубочек, отходящих от ядерной мембраны, наличие переходной спирали и ряд других особенностей строения клетки), с другой стороны — к золотистым водорослям (сходное строение хлоропластов, состав фотосинтетических пигментов, наличие трубчатых мастигонем, строение переходной зоны и другие особенности). В то же время пединеллофициевые имеют ряд особенностей, которые не позволяют оставлять эту группу организмов среди золотистых водорослей: наличие параксиального тяжа, отсутствие корешковой системы, наличие своеобразной ризоподии (стебелька), расположение диктиосомы сзади ядра, отсутствие стигмы, наличие триад микротрубочек. На основании этих особенностей их выделяют в отдельный класс в отделе охрофитовые. В рамках охрофитовых им наиболее близки диктиоховые, и в ряде систем они входят в один класс или отдел диктиоховые.

Класс диктиохофициевые водоросли (силикофлагеллаты) — Dictyochophyceae (s. str.)

Класс назван по типовому роду — *Dictyocha* (от греч. *dictyor* — сеть, *ochos* — имеющий). Ранее из-за наличия внутреннего кремниевого скелета класс назывался кремниевыми жгутиконосцами (Silicoflagellata).

Общая характеристика

1. Одноклеточные монадные организмы с внутренним кремниевым скелетом.

2. На длинном жгутике расположены трехчастные мастигонемы, второй жгутик сильно редуцирован. Имеется параксиальный тяж. В переходной зоне отсутствует переходная спираль.

3. Хлоропласты имеют характерные особенности охрофитовых водорослей, но хлоропластная ДНК рассеянная, и отсутствует соединение внешней мембраны ядра с наружной мембраной хлоропластной эндоплазматической сети.

4. Пигменты — хлорофиллы a, c_1, c_2, имеется фукоксантин.

5. Глазок отсутствует.

6. Запасной продукт — хризоламинарин.

7. Митохондрии с трубчатыми кристами.

8. Клетки покрыты только плазмалеммой.

9. Половой процесс не известен.

10. Обитают в планктоне морей.

В данном учебнике диктиоховые признаются в узком смысле, без пелагофициевых, пединелловых и др., с единственным **порядком диктиоховые — Dictyochales**. Среди современных представителей известен только один род *Dictyocha*, возможно, с тремя видами. Остальные представители — ископаемые (около 100 видов).

Род диктиоха — Dictyocha. В жизненном цикле представлена четырьмя стадиями: голая одноядерная, скелетная, многоядерная и амебоидная. *Одноядерная голая* стадия имеет вид сферических клеток 15—20 мкм в диаметре, задний конец которых гладкий или несет несколько щупалец.

От апикального углубления отходит один видимый перистый *жгутик*. Второй жгутик гладкий, очень короткий и достигает 0,75 мкм, у него отсутствует центральная пара микротрубочек. В переходной зоне обоих жгутиков имеется только поперечная пластинка, а переходная спираль отсутствует. Их базальные тела почти параллельны.

Хлоропласты многочисленные (30—50 на клетку), мелкие, часто выпячивают плазмалемму. В центре клетки находится одно *ядро. Аппарат Гольджи* в виде 5 диктиосом окаймляет переднюю часть ядра. *Митохондрии* многочисленные, содержат длинные трубчатые кристы с включениями, неизвестными у других охрофитовых.

В цитоплазме обычно содержатся эндосимбиотические бактерии.

Основная и широко распространенная форма в природе — *скелетосодержащая стадия* (рис. 255, *А*). Ее *кремниевый скелет* состоит из полых трубочек, собранных в два разного размера шестиугольных кольца и связанных между собой шестью брусками (рис. 255, *Б*). Цитоплазма с многочисленными хлоропластами заполняет всю скелетную камеру. Клетки имеют длинный *жгутик*, строение которого близко к таковому на голой стадии, и щупальца. Короткий жгутик представлен лишь базальным телом. Оно расположено под углом 30—50 градусов. Имеется ризопласт, соединяющий базальные тела с ядром.

Аппарат Гольджи состоит из 72 диктиосом, окружающих ядро. *Хлоропласт, пиреноид* и *митохондрии* такие же, как у голой формы. Как и у пединеллофициевых, от ядра отходят микротрубочки, идущие в щупальца, но их количе-

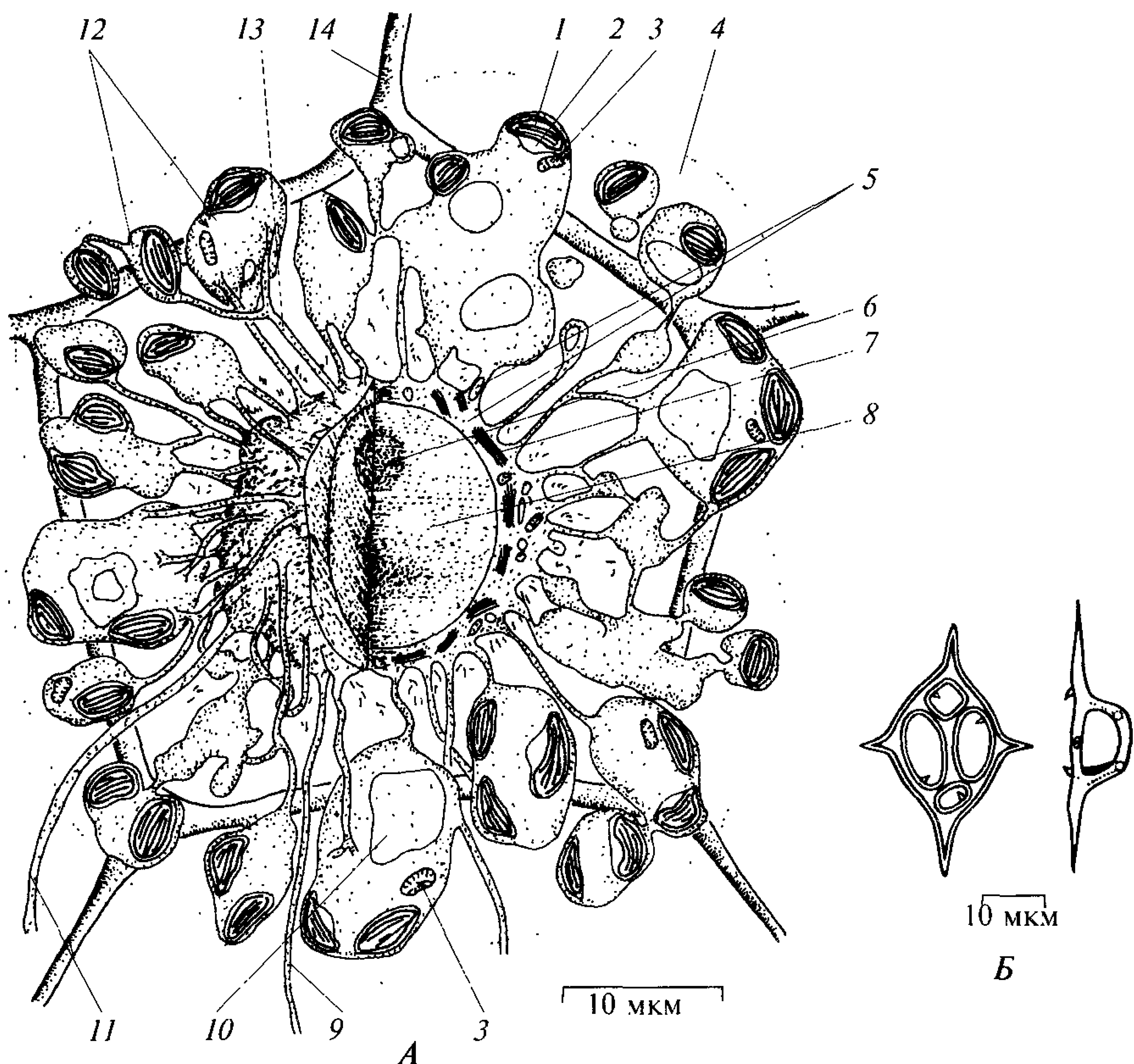


Рис. 255. *Dictyocha*:

А — схема строения клетки (C. Hoek van den et al., 1995); *Б* — кремниевый скелет (слева — вид сверху, справа — вид сбоку): *1* — хлоропласт; *2* — пиреноид; *3* — митохондрия; *4* — наружная обвертка вокруг клетки; *5* — перинуклеарная цитоплазма (перикарион); *6* — ядрышко; *7* — аппарат Гольджи; *8* — ядро; *9* — псевдоподия; *10* — вакуоль; *11* — жгутик; *12* — скопления цитоплазмы; *13* — соединительный тяж; *14* — кремниевый скелет

ство не фиксировано. В цитоплазме, как и у голой стадии, имеются симбиотические бактерии.

Значительно реже наблюдаются *амебоидная* и *многоядерные* стадии.

Все представители обитают в морском планктоне, более обильны в холодных водах, иногда вызывают их цветение. На западном побережье Канады *D. speculum* в летние месяцы вызывает цветение воды и гибель лосося.

Ископаемые кремниевые скелеты диктиоховых используются в геологической практике как микропалеонтологические индикаторы древних температурных изменений.

Ископаемые формы диктиоховых известны из отложений мелового периода (120 млн лет назад). Наличие трехчастных мастигонем, трубчатых митохондриальных крист, особенности строения хлоропластов, набор пигментов, запасные продукты — все это подтверждает принадлежность диктиоховых к отделу охрофитовые. Внутри последней группы очень долго их относили к золотистым водорослям, однако в 1980 г. P.C. Silva выделил диктиоховых в само-

стоятельный таксон такого же ранга, как и сами золотистые водоросли. Некоторые особенности строения сближают диктиоховых с пединелловыми и пелагофициевыми, что находит подтверждение при генетическом анализе с использованием последовательностей SSU rDNA, поэтому в последнее время объем диктиоховых пересматривают в сторону увеличения, за счет объединения их с вышеупомянутыми организмами.

Класс болидофициевые водоросли — Bolidophyceae

Класс назван по типовому роду *Bolidomonas* (название связано с быстрым плаванием клеток: *болид* — скоростная машина).

Общая характеристика

1. Одноклеточные монадные представители.

2. Два неравных по длине жгутика прикреплены сбоку на брюшной стороне клетки (рис. 256). Длинный жгутик несет два ряда трехчастных мастигонем, направлен вперед. В переходной зоне отсутствует переходная спираль. Короткий жгутик заканчивается акронемой, корешковая система отсутствует.

3. Хлоропласты имеют типичное для охрофитовых строение (см. рис. 24, *Г*, т. 1).

4. Пигменты — хлорофиллы *a*, c_1, c_2, c_3; основной дополнительный пигмент — фукоксантин.

5. Глазок и пиреноид отсутствуют.

6. Митохондрии с трубчатыми кристами (см. рис. 22, *Б*, т. 1).

7. Клеточная стенка отсутствует.

8. Морские представители.

Класс, представленный одним **порядком Bolidomonadales** и единственным родом *Bolidomonas*, был описан L. Guillow et al. в 1999 г. В роде описаны два вида, которые отличаются величиной угла между жгутиками и способом плавания. Оба вида выделили из образцов пикопланктона, взятых из экваториальной части Тихого океана и из Средиземного моря.

Болидофициевые (рис. 256) имеют сферические или овальные клетки 1—1,7 мкм в диаметре. Длинный *жгутик* — 4—7 мкм, короткий жгутик — 0,9—2,2 мкм. У мастигонем

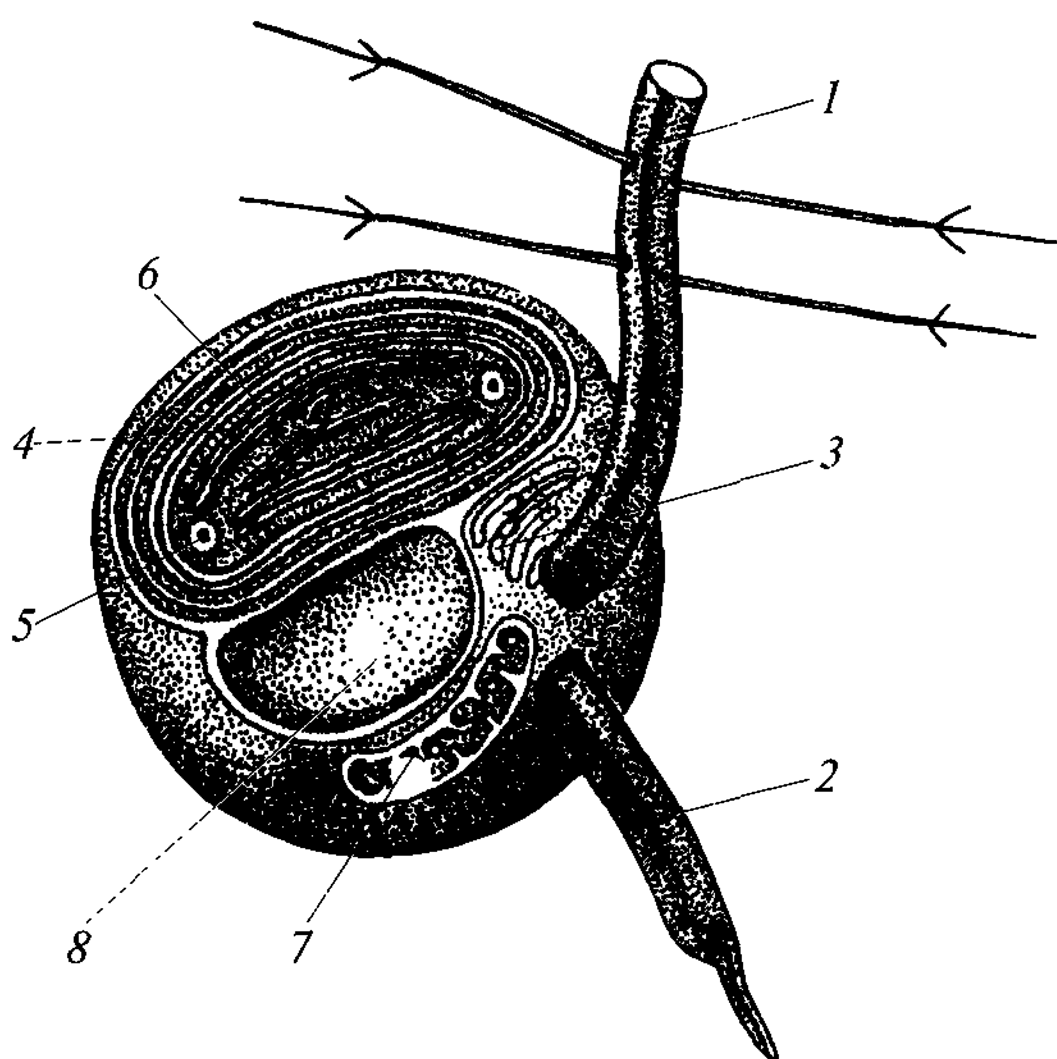


Рис. 256. Схема строения клетки *Bolidomonas* (L. Guillow et al., 1999):

1 — передний жгутик с мастигонемами; *2* — задний жгутик; *3* - аппарат Гольджи; *4* — хлоропласт; *5* — кольцевая ДНК хлоропласта; *6* — опоясывающая ламелла; *7* — митохондрия; *8* — ядро

не видна базальная часть (такая особенность встречается у пелагофициевых). Мастигонемы заканчиваются тремя волосками, латеральные филаменты отсутствуют. В переходной зоне имеются две пластинки, переходная спираль отсутствует. Единственный *хлоропласт*, расположенный на спинной стороне клетки, занимает около ее половины. Ламеллы чаще трех-, реже двухтилакоидные. Пиреноид отсутствует. Из каротиноидов помимо фукоксантина присутствуют β-каротин, диадиноксантин, диатоксантин. *Аппарат Гольджи* локализован в области выхода жгутиков. Единственная *митохондрия* расположена у базального тела короткого жгутика.

Наличие гетероморфных жгутиков с трехчастными мастигонемами, митохондрий с трубчатыми кристами, строение хлоропластов указывают на принадлежность этой группы к охрофитовым водорослям. Анализ последовательности нуклеотидов гена SSU rDNA, *rbc*L и пигментный состав показали, что внутри охрофит болидофициевые наиболее близки к линии диатомей.

Класс диатомовые (бациллариофициевые) водоросли — Diatomophyceae (Bacillariophyceae)

Класс назван по типовому роду *Diatoma* (от греч. *di* — два, *tome* — разрез, рассечение).

Общая характеристика

1. Одноклеточные или колониальные коккоидные формы.

2. Жгутиковые клетки представлены только сперматозоидами (см. рис. 262, *А*, *Б*); жгутик единственный, с трехчастными мастигонемами, отсутствуют переходная спираль, центральная пара микротрубочек, микротрубочковые корешки. Базальные тела состоят из дуплетов микротрубочек, а не триплетов.

3. Пластиды имеют особенности, характерные для охрофитовых (см. рис. 24, *Г*, т. 1; рис. 262, *В*).

4. Пигменты — хлорофиллы *а* и *с* (c_1, c_2, c_3), β-каротин, фукоксантин, неофукоксантин, диадиноксантин, диатоксантин.

5. Продукты ассимиляции — хризоламинарин, масло, волютин.

6. Клетки одеты кремнеземным панцирем, состоящим из двух частей: большей — эпитеки, меньшей — гипотеки (см. рис. 15, т. 1; рис. 257).

7. Митохондрии с трубчатыми кристами (см. рис. 22, *Б*, т. 1).

8. Митоз открытый, без центриолей. Роль центра организации микротрубочек играют полярные пластинки (см. рис. 259).

9. Размножение вегетативное и половое (изо-, оогамия).

10. Жизненный цикл диплобионтный с гаметической редукцией. Зигота формирует растущую ауксоспору.

11. Обитают в морских, пресных, солоновато-водных водоемах, в почве.

Покровы. Поверх плазмалеммы у диатомовых формируется особый клеточный покров — *панцирь*, в химическом отношении состоящий из аморфного кремнезема, сходного по составу с опалом, поэтому диатомовые часто называют «драгоценными камнями» морей («опал» — в переводе с санскрита означает драгоценный камень). Помимо кремнезема в состав панциря входит примесь органических соединений и некоторых металлов (железо, алюминий,

магний). Изнутри и снаружи он покрыт тонким органическим слоем, состоящим из пектиновых веществ.

Панцирь состоит из двух половинок: верхней, большей — *эпитеки* и нижней, меньшей — *гипотеки*. Эпитека надевается на гипотеку, как крышечка на коробочку (рис. 257; см. рис. 15, т. 1). В свою очередь эпитека состоит из *эпивальвы* (верхняя створка) и *эпицингулюма* (поясковый ободок эпитеки); гипотека состоит из *гиповальвы* (нижняя створка) и *гипоцингулюма* (поясковый ободок гипотеки). Два поясковых ободка, накладываясь друг на друга, образуют *поясок*. У диатомовых различают вид со створки и с пояска. Положение клетки диатомей, при котором видна одна из створок, называют «видом панциря со створки». Положение, при котором видно, как поясковый ободок эпитеки надвинут на поясковое кольцо гипотеки, называют «видом панциря с пояска».

Створка обычно плоская. Ее загнутые края называют *загибом створки*; он может быть низким или высоким. У некоторых родов, например *Melosira*, *Hyalodiscus* и др., створки панциря смыкаются непосредственно краями загибов створок. У них поясок образуется во время деления клетки.

Вставочный ободок возникает между краями загиба створки и поясковым ободком (см. рис. 257). Вставочных ободков может быть много (у *Rhabdonema* до 28), но самый молодой всегда будет около загиба створки, а наиболее старый около пояска. Значение вставочных ободков заключается в обеспечении роста панциря и увеличении при этом объема клетки. По форме вставочные ободки бывают кольцевидными, воротничковыми, состоящими из нескольких фрагментов (полукольцевидные, ромбовидные, чешуйчатые).

У некоторых диатомей от внутренних стенок вставочных ободков в полость клетки врастают тонкие кремниевые неполные перегородки — *септы* (см. рис. 257). Они всегда имеют одно или несколько отверстий и перегораживают клетку на полуизолированные камеры, что увеличивает поверхность клеток.

Различают два основных типа створок: *актиноморфные*, через которые можно провести три и более осей симметрии (такие створки характерны для центрических диатомей), и *зигоморфные*, через которые можно провести не более двух осей симметрии (такие створки характерны для пеннатных диатомей). Бóльшая часть зигоморфных створок имеет одинаковые концы, это — *изо-*

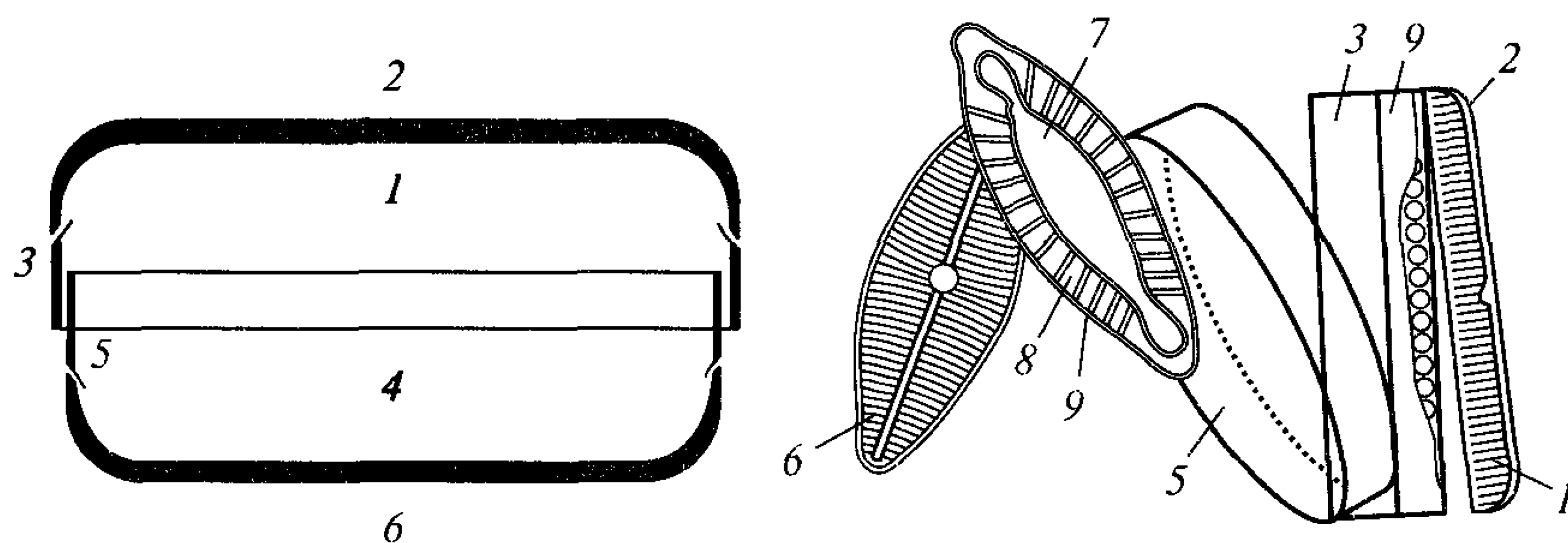


Рис. 257. Строение панциря диатомей (по данным разных авторов):

1 — эпитека; *2* — эпивальва; *3* — эпицингулюм; *4* — гипотека; *5* — гипоцингулюм; *6* — гиповальва; *7* — отверстие; *8* — септа; *9* — вставочный ободок

польные створки. Створки с разными концами, например у *Gomphonema*, называют *гетеропольными*. Концы створок могут иметь разнообразную форму: закругленную, заостренную, головчатую, клювовидную и др.

Панцирь диатомовых пронизан перфорациями, которые служат для сообщения протопласта клетки с внешней средой. Панцирей без перфораций не существует; перфорации могут отсутствовать только на некоторых участках створок — осевом, центральном, боковом, на конечном поле, глазках и др.). Перфорации на створке занимают 10—75 % ее площади. Для описания перфораций диатомовых существует различная терминология. Во многих руководствах различают два основных типа перфораций — пора и ареола. *Поры* — наиболее мелкие отверстия, пронизывающие стенку однослойного панциря; они могут быть полностью открыты или полузатянуты мембраной различного типа. *Ареолы* образуются только в двухслойных стенках створок. Если ареола не имеет заметных сужений к поверхности створки, она называется *пороидной*, если заметно сужена к одной из поверхностей створки — *локулярной* (локула) (рис. 258, *А—Г*). С внутренней или внешней стороны (иногда и с обеих сторон) ареола закрыта тонкой перфорированной кремнеземной пленкой — *велумом*, или *крибрумом*. Противоположное незамкнутое отверстие ареолы называется *фораменом*.

Перфорации могут складываться в ряды, которые видны при световой микроскопии как *штрихи*. Штрихи могут быть радиальными, параллельными, конвергентными.

Использование электронного микроскопа позволило открыть разнообразные выросты, соединяющие протопласт с внешней средой. Так, многие центрические и бесшовные пеннатные диатомовые формируют *римопортулы* (*двугубые выросты*) — трубчатые структуры, конец внутренней части которых сплющен, или трубка укорочена до щели, имеющей валикообразные утолщения («губы») (рис. 258, *Д, Е*). Эти структуры принимают участие в экскреции слизи, состоящей из полисахаридов. В клетке может быть до нескольких сотен римопортул.

Другой тип трубчатых структур — *фултопортула* (*вырост с опорами*) — известен только у центрических диатомей из талассиозировых (в ряде систем порядок Thalassiosirales). Фултопортула — это трубка, окруженная 2—5 камерами или сопутствующими порами, изолированными изогнутыми опорами (рис. 258, *Ж, З*). Фултопортулы связывают с выделением хитиновых фибрилл, которые играют роль в формировании колоний, увеличивают плавучесть клеток, защищают клетки от выедания животными.

Прочность панцирю придают утолщения, выступающие над наружной или внутренней поверхностью створки, — *ребра*. У многих диатомовых на поверхности створки образуются шипы, щетинки, выступы, шипики, которые участвуют в образовании колоний.

У некоторых пеннатных диатомей имеется шовная система. *Щелевидный шов* состоит из пары продольных щелей (*ветвей шва*), расположенных на створке. Швы могут располагаться на обеих створках или только на одной. Щели в толще створки коленчато согнуты, внутренняя щель открывается в полость клетки, наружная — сообщается с внешней средой. На середине створки ветви шва соединяются в *центральном узелке* (внутреннее утолщение стенки створки) с помощью горизонтального канала. Заканчиваются ветви шва в поляр-

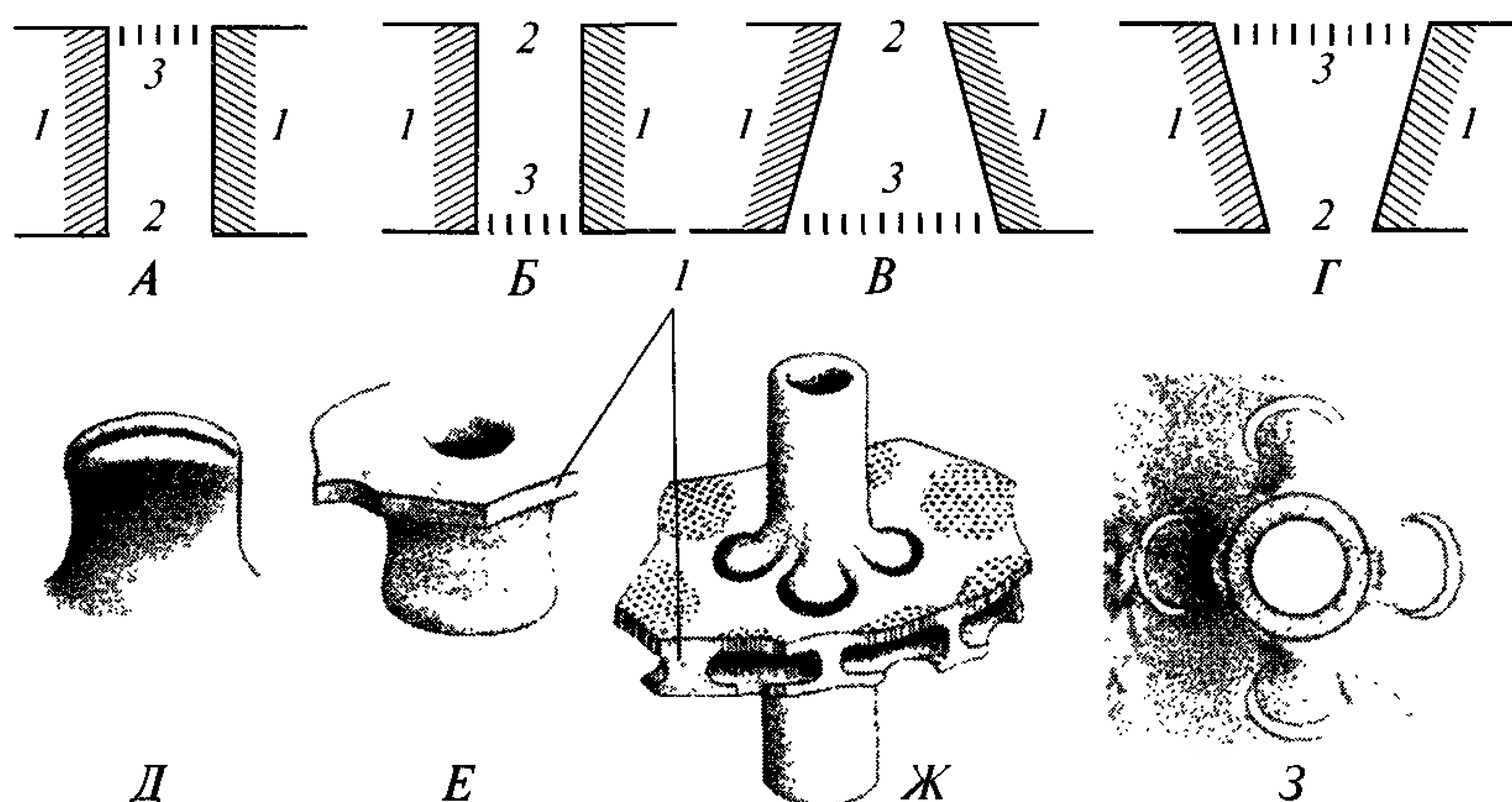


Рис. 258. Схема строения пороидных (*А*, *Б*) и локулярных (*В*, *Г*) ареол панциря диатомей (С.П.Вассер и др., 1989), римопортулы (*Д*, *Е*) и фултопортулы (*Ж*, *З*) (F.E.Round et al., 1990):

А, *Г* — внешнее положение велума; *Б*, *В* — внутреннее положение велума; *Д*, *Ж* — вид сбоку; *Е* — вид снизу; *З* — вид сверху; *1* — стенка панциря, *2* — форамен, *3* — велум

ных (конечных) узелках. *Каналовидный шов* имеет вид трубки, расположенной в толще створки, гребневидном утолщении ее — *киле*, или крыловидном выросте, окружающем створку по краю, — *крыле*. Каналовидный шов сообщается с внешней средой с помощью тонкой щели, с внутренней полостью клетки — с помощью отверстий. Швы диатомей обеспечивают сообщение протопласта с внешней средой, а также принимают участие в движении диатомей.

Ультраструктура панциря и его пор видоспецифична и играет значительную роль в систематике диатомей.

Некоторые центрические диатомеи способны к медленному *передвижению* за счет выделения слизи через римопортулы. Диатомеи, имеющие шов, способны к активному скользящему движению. Это движение осуществляется со скоростью 0,2—25 мкм/с. Относительно механизма их движения выдвинут ряд гипотез. Одна из гипотез связывает движение диатомей с освобождением через шов слизи, в состав которой входят фибриллярные полисахариды. Они гидратируются, превращаясь в тяжи, которые выбрасываются вперед по субстрату, и обеспечивают движение диатомей. Считают, что, вероятно, такие белки, как кинезин и/или динеин, являются той движущей силой, которая приводит к выбрасыванию этих тяжей. Участие слизи в движении подтверждается тем, что растворяющие ее вещества, такие, как эфедрин, изопренелин и др., нарушают и останавливают движение. Другая распространенная гипотеза связывает движение диатомей с трением о субстрат цитоплазмы, циркулирующей в шве. Трение струящейся цитоплазмы о субстрат развивает моторную силу, перемещающую клетку в направлении, противоположном току цитоплазмы.

Хлоропласты. У диатомовых хлоропласты разнообразной формы, обычно пристенные. У центрических диатомей они обычно многочисленные, мелкие, у пеннатных крупные, часто лопастные. Хлоропласты имеют типичное для охрофитов строение. Пиреноидов может быть несколько, они выступают за пределы хлоропласта и иногда пронизаны тилакоидами.

Окраска хлоропластов бурая, желтоватая или золотистая. Она обусловлена тем, что зеленые хлорофиллы маскируются добавочными каротиноидами. У большинства диатомей содержатся две формы хлорофилла $c: c_1$ и c_2. У ряда форм хлорофилл c_1 может замещаться хлорофиллом c_3 (найден также у примнезиофитовых и пелагофициевых). У некоторых видов могут присутствовать все три формы хлорофилла c, в то время как у других форма только одна.

Другие структуры. Большая часть клетки диатомей приходится на *вакуоль* с клеточным соком, цитоплазма занимает постеночное положение. Кроме того, цитоплазма скапливается в центре клетки в виде цитоплазматического мостика, соединенного с периферическим слоем цитоплазмы. В мостике расположено ядро. В цитоплазме множество капель масла. В виде крупных капель с характерным голубым блеском в ней встречается *валютин*.

Митохондрии у диатомей разнообразной формы (шаровидные, овальные, палочковидные, нитчатые). *Аппарат Гольджи* расположен рядом с ядром, он состоит из нескольких диктиосом (до 20), которые содержат от 4 до 12 цистерн.

Ядро крупное, содержит 1—8 ядрышек, которые исчезают во время *митоза*. Центриоли отсутствуют. Центром организации микротрубочек являются пластинки (рис. 259), расположенные на полюсах веретена. Микротрубочки веретена формируются вне ядра, затем проходят в ядро через разрушенные участки его оболочки; ядерная оболочка постепенно исчезает. Таким образом, у диатомей митоз открытый (см. рис. 259). На ранних этапах микротрубочки идут от полюса к полюсу. Кинетохоры хромосом, по-видимому, прикрепляются к полюсным микротрубочкам. В анафазе хромосомы двигаются к полюсам, в поздней анафазе веретено удлиняется.

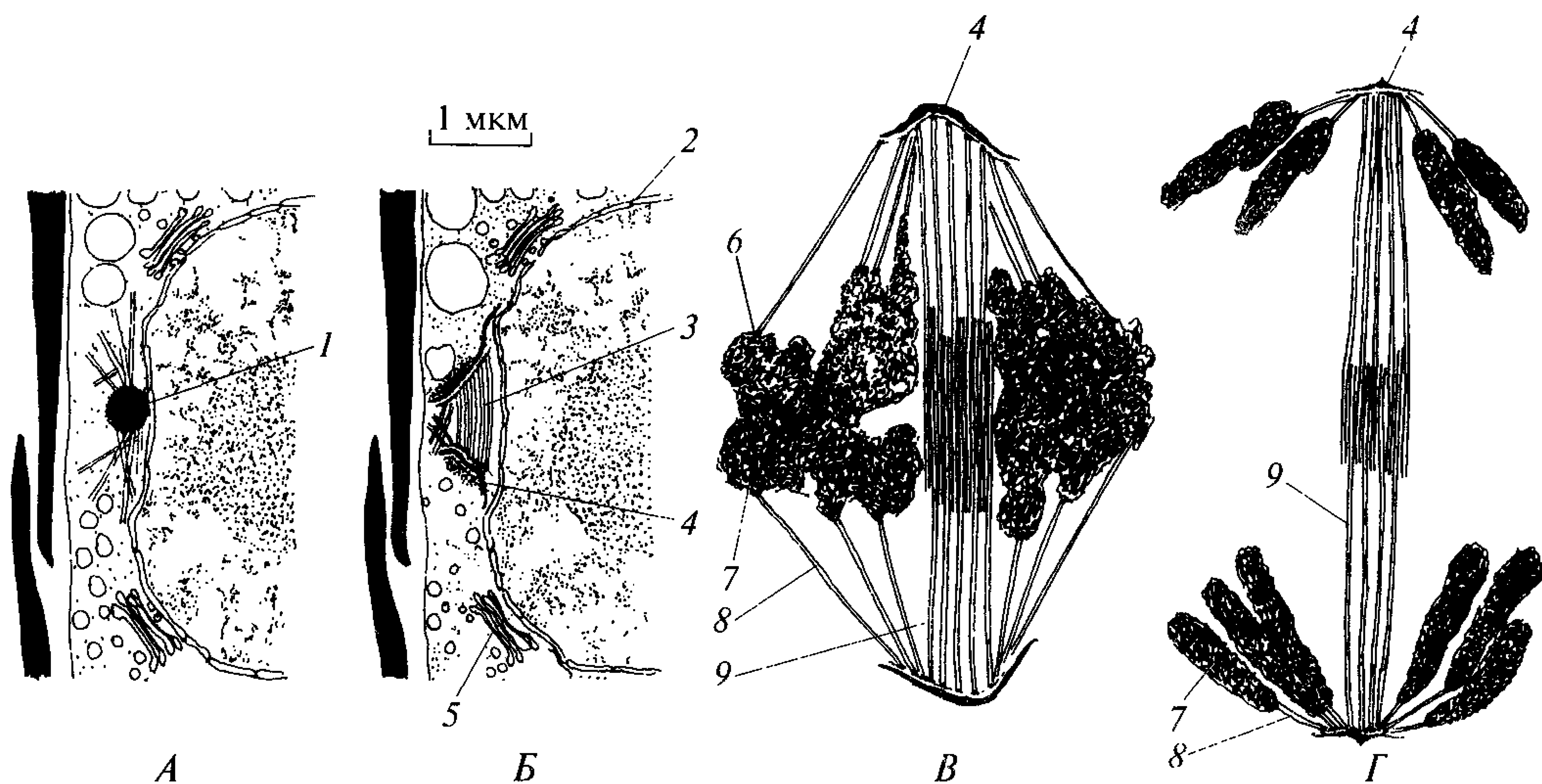


Рис. 259. Митоз у пеннатных диатомей (C. Hoek van den et al., 1995):

А — интерфаза, почти перед профазой; *Б* — профаза; *В* — метафазное веретено деления; *Г* — анафазное веретено деления; *1* — микротрубочковый центр; *2* — оболочка ядра; *3* — профазное веретено; *4* — полярная пластинка; *5* — аппарат Гольджи; *6* — кинетохор; *7* — хроматида; *8* — хромосомная микротрубочка; *9* — межполюсная микротрубочка

Цитокинез. У диатомей деление клетки осуществляется за счет образования борозды деления путем впячивания клеточной мембраны от периферии к центру. Цитокинез завершается вместе с формированием оболочек дочерних ядер. Плоскость деления клеток диатомей всегда проходит в плоскости, параллельной створке. Не существует многоклеточных диатомей. Некоторые диатомовые формируют колонии в виде нитей, но в колониях отсутствуют межклеточные соединения (плазмодесмы).

После деления каждая из образованных дочерних клеток получает половинку панциря материнской клетки. Недостающая половинка панциря формируется внутри протопласта дочерних клеток в плоском пузыре, окружен-

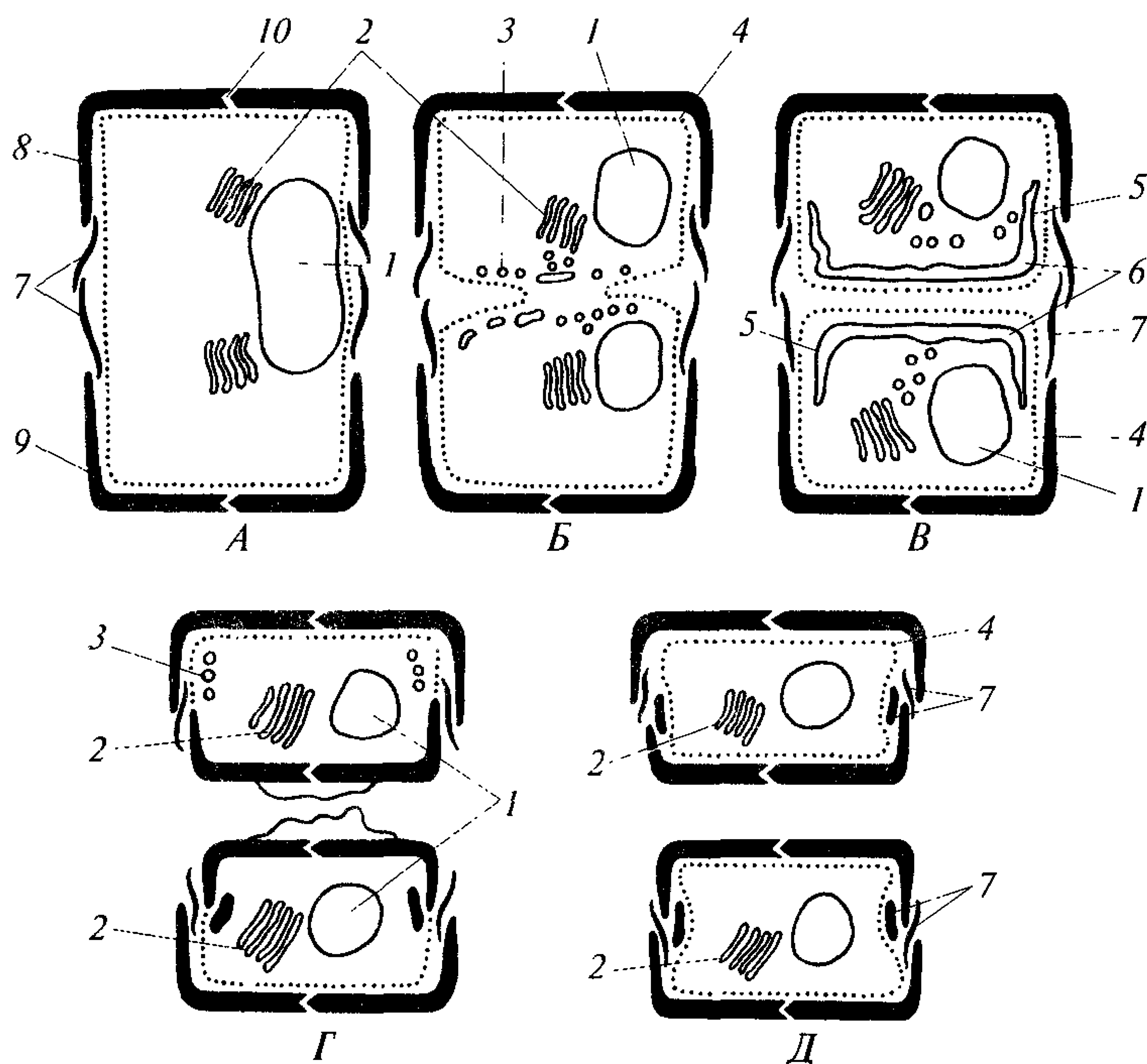


Рис. 260. Схема формирования створки (включая образование первого поискового кольца *Gomphonema parvulum*) (Н. П. Горбунова, 1991):

А — деление ядра, клеточные органеллы распределяются на две приблизительно равные части, клетка растягивается в первальварной (вертикальной) плоскости; *Б* — ядро поделилось; инвагинация плазмалеммы и отложение новой плазмалеммы из пузырьков аппарата Гольджи (получаются два дочерних протопласта, окруженных полностью плазмалеммой и наследующих по одной родительской створке); *В* — непосредственно под плазмалеммой, одевающей свободные поверхности дочерних клеток, формируется «пузырь отложения кремния», пузырьки Гольджи сливаются с образованием силикалеммы; *Г* — в пузыре произошло отложение кремнезема, новая створка (вальва) стала электронно-плотной (у места возникновения первого поискового кольца начинают сливаться пузырьки Гольджи, образуя пузырь, ограниченный силикалеммой, в котором отложится поясковое кольцо); *Д* — в каждой из двух дочерних клеток образовалось по пояскому кольцу, которые выстроились под покровом новых вальв (снаружи от новых створок видны остатки плазмалеммы и наружной силикалеммы), внутренняя силикалемма становится частью плазмалеммы дочерней клетки; *1* — ядро; *2* — аппарат Гольджи; *3* — пузырьки Гольджи; *4* — плазмалемма; *5* — силикалемма; *6* — везикула, где будет отложен кремнезем; *7* — поясковые кольца; *8* — эпитека; *9* — гипотека; *10* — шов

ном мембраной, называемой силикалеммой (рис. 260). Пузырь отложения кремния образуется за счет слияния везикул аппарата Гольджи. После цитокинеза центр организации микротрубочек мигрирует в положение между ядром и силикалеммой. Полагают, что центр и связанные с ним микротрубочки и микрофилламенты участвуют в процессе *образования новых створок*, контролируя отложение кремния. Детали этого процесса, связанные с формированием на панцире различных структур, например таких, как шов, ареолы, фултопортулы, римопортулы и др., остаются неясными.

Каждый индивидуальный кремнеземный элемент панциря (створка, поясковидный ободок, вставочный ободок) формируется в собственной силикалемме (см. рис. 260). После деления внутри дочерней клетки сначала возникает новая гиповальва. Когда ее образование практически завершено, в своих собственных силикалеммах формируются новые элементы гипоцингулюма.

После завершения формирования гипотеки обращенная внутрь силикалемма становится новой плазмалеммой (см. рис. 260). Оставшаяся часть цитоплазмы с плазмалеммой и силикалеммой может стать частью органического покрытия над кремнеземным панцирем. Позднее может быть добавлена вторичная органическая стенка, состоящая из комплекса сульфатированных полисахаридов.

Размножение. У диатомовых встречается вегетативное и половое размножение. *Вегетативное* размножение своеобразно, так как каждая из образующихся дочерних клеток получает только половинку материнского панциря, а вторую половинку достраивает заново, причем достраивается всегда меньшая половинка — гипотека (см. рис. 260). За счет такого деления размеры клеток уменьшаются. Это измельчение приостанавливается различными путями. Во-первых, меньшая из образовавшихся клеток может больше не делиться. Во-вторых, у некоторых диатомей пояски панциря более эластичны. В-третьих, возможно раздвигание частей панциря и выравнивание разницы в размерах между эпитекой и гипотекой. В-четвертых, обычно уменьшению размеров клеток у диатомей противопоставляется увеличение их в результате полового процесса, когда формируется зигота, способная к определенному росту.

Половой процесс у центрических диатомей и пеннатной *Rhabdonema* оогамный (рис. 261, *Б*). Сперматозоид центрических диатомей имеет единственный жгутик, несущий трехчастные мастигонемы (рис. 262). Его жгутиковый аппарат сильно редуцирован (нет центральной пары микротрубочек, корешковой системы, переходной спирали, базальные тела состоят из дуплетов микротрубочек), в то же время, возможно, содержит параксиальный тяж. У сперматозоида *Rhabdonema* жгутик отсутствует, и он передвигается с помощью тонких псевдоподий. Перед образованием сперматозоидов первое деление ядра мейотическое, затем следует ряд митозов, что приводит к формированию от 4 до 128 сперматозоидов на клетку. Яйцеклетки — одна-две (три или два гаплоидных ядра погибают), оплодотворяются внутри оогония (см. рис. 261, *Б*) или, реже, после их выхода в воду. После оплодотворения формируется диплоидная зигота, которая развивается в растущую *ауксоспору*. Она одевается оболочкой, постепенно приобретающей характерную для данного вида структуру, и превращается в вегетативную клетку. Образование каждой из двух половинок панциря связано с митотическими делениями ядра, в результате которых одно из дочерних ядер погибает. Первое ядерное деление связано с формированием

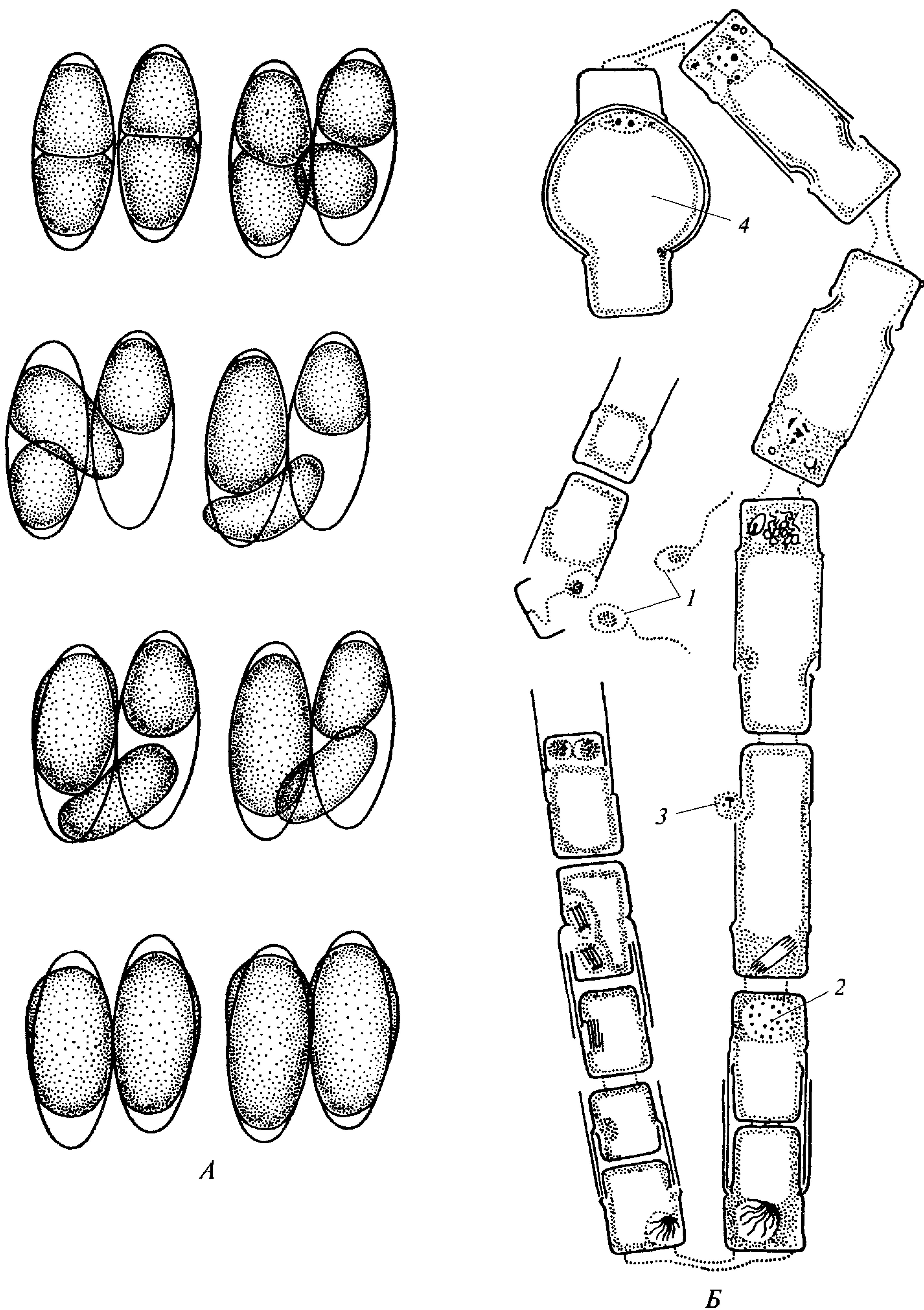


Рис. 261. Схема полового процесса и образование ауксоспор пеннатных диатомей (*А*) на примере *Gomphonema* и центрических диатомей (*Б*) на примере *Melosira* (Л. Л. Великанов и др., 1981):

1 — развитие сперматозоидов; *2* — развитие яйцеклетки; *3* — оплодотворение; *4* — образование ауксоспоры

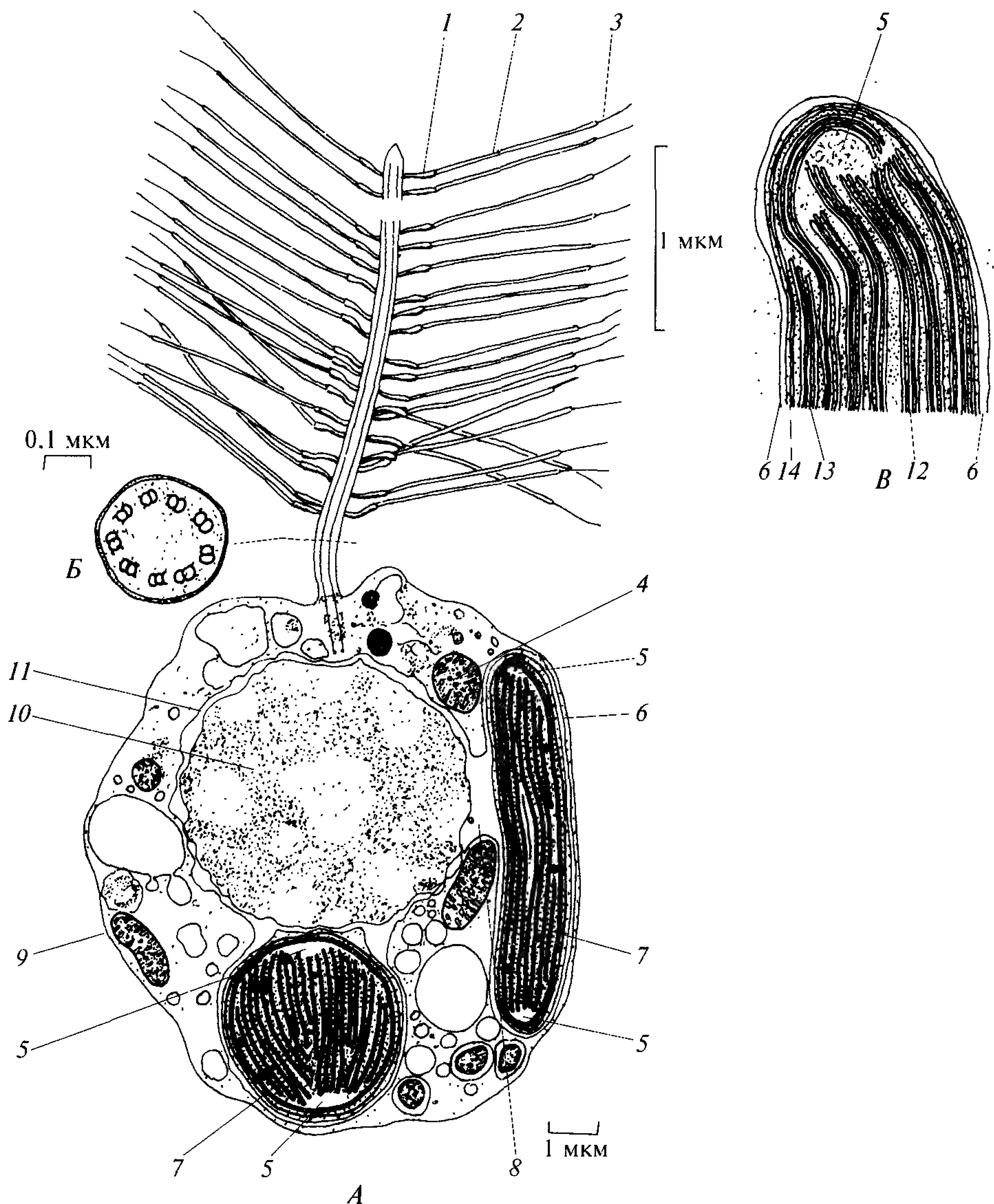


Рис. 262. Ультраструктура сперматозоида центрических диатомей (C. Hoek van den et al., 1995):

А — продольный срез через клетку; *Б* — поперечный срез через жгутик; *В* — детали строения хлоропласта; *1* — базальное вздутие; *2* — трубчатая часть; *3* — терминальный филамент; *4* — митохондрия; *5* — хлоропластный нуклеоид; *6* — хлоропластная эндоплазматическая сеть; *7* — хлоропласт; *8* — соединение наружной мембраны ядра с наружной мембраной ХЭС; *9* — плазмалемма; *10* — ядро; *11* — оболочка ядра; *12* — ламелла; *13* — опоясывающая ламелла; *14* — собственно мембрана хлоропласта

эпитеки, второй митоз с дегенерацией одного из ядер приводит к формированию гипотеки.

У большинства пеннатных диатомей половой процесс изогамный, но у гамет отсутствуют жгутики (рис. 261, *А*). Этот половой процесс напоминает

конъюгацию у зеленых водорослей, но в отличие от последних у диатомей перед половым процессом происходит мейоз, в результате чего формируются гаплоидные гаметы. В клетке могут образоваться одна или две гаметы. Слияние происходит таким образом, что гамета из одной клетки переползает в другую. Подвижные гаметы можно рассматривать как мужские, а оставшиеся на месте — как женские. Таким образом, при половом процессе у диатомей можно говорить о физиологической анизогамии. Образующаяся в результате полового процесса зигота одевается оболочкой и превращается в ауксоспору, из которой уже формируется вегетативная клетка.

Ауксоспоры диатомовых могут возникать (помимо полового процесса) автогамно за счет слияния двух гаплоидных ядер одной клетки или апогамно — из вегетативных клеток.

Редукционное деление у диатомей встречается перед образованием гамет, поэтому вегетативные особи представляют собой диплоидные организмы, и *жизненный цикл* у них — диплобионтный с гаметической редукцией.

Спорообразование. При наступлении неблагоприятных условий диатомовые могут формировать споры и покоящиеся клетки. Эти структуры богаты запасными веществами, которые потребуются при прорастании. Покоящиеся клетки морфологически близки к вегетативным клеткам, в то время как панцирь спор становится более толстым, округляется, изменяется его орнаментация. Покоящиеся клетки могут возникать в условиях с низким содержанием растворенного кремния, а споры, наоборот, требуют наличия достаточного количества кремния для построения собственной толстой оболочки. Покоящиеся клетки формируются чаще пресноводными центрическими и пеннатными диатомеями, в то время как споры — центрическими морскими диатомовыми. И покоящиеся клетки, и споры могут выживать десятилетиями. При их прорастании для формирования нормального панциря требуется два митоза с дегенерацией ядер. Следует отметить, что споры морских диатомей играют важную роль в транспорте органического углерода и кремния в осадочные отложения.

Экология и значение. Диатомеи широко распространены во всевозможных биотопах. Они живут в океанах, морях, солоноватых и различных пресных водоемах: стоячих (озерах, прудах, болотах и т.д.) и текучих (реках, ручьях, оросительных каналах и др.). Они распространены в почве, их выделяют из образцов воздуха, они образуют богатые сообщества во льдах Арктики и Антарктики. Такое широкое распространение диатомовых обусловлено их пластичностью по отношению к различным экологическим факторам и в то же время существованием видов, узко приспособленных к экстремальным значениям этих факторов.

Диатомовые в водных экосистемах доминируют над другими микроскопическими водорослями круглый год. Они обильны как в планктоне, так и в перифитоне и бентосе. В планктоне морей и океанов преобладают центрические диатомеи, хотя к ним примешиваются и некоторые пеннатные. В планктоне пресных водоемов, наоборот, преобладают пеннатные. Бентосные ценозы также отличаются большим разнообразием и количеством диатомовых, которые обычно обитают на глубине не более 50 м. Жизнь бентосных диатомей обязательно связана с субстратом: они ползают по субстрату или прикрепляются к нему с помощью слизистых ножек, трубок, подушечек.

Наиболее богаты по качественному и количественному составу диатомей ценозы обрастаний. Диатомеи занимают господствующее положение среди обрастаний высших растений и макроскопических водорослей в пресных водоемах и морях. Обрастанию могут подвергаться многие животные (такие водоросли называются эпизоонтами) от ракообразных до китов. Среди диатомей встречаются и эндобионты, которые обитают в других организмах, например в бурых водорослях, фораминиферах.

Видовой состав диатомей в водоемах определяется комплексом абиотических факторов, из которых большое значение в первую очередь имеет соленость воды. Не менее важным фактором для развития диатомей являются температура, степень освещенности и качество света. Диатомовые вегетируют в диапазоне 0—70 °С, но в состоянии покоя способны переносить как более низкие, так и более высокие температуры.

Диатомовые — фототрофные организмы, но среди них встречаются миксотрофы, симбиотрофы, а также бесцветные гетеротрофные формы.

Диатомовые играют огромную роль в природе и имеют практическое (для человека) значение. Составляя значительную массу фитопланктона, они являются началом пищевой цепи. Их поедают как зоопланктонные организмы, так и молодь и взрослые рыбы. Давая примерно около четверти органики всей планеты, они являются наиболее важными продуцентами органического вещества в Мировом океане. Диатомовые играют основную роль в круговороте кремния, ежегодно поглощая из Мирового океана около 3 млрд т.

Важнейшая роль принадлежит диатомовым в осадкообразовании на дне океана. Порода, известная как диатомит (горная мука, кизельгур), — масса белого или светло-серого цвета, легкая, пористая и твердая. Диатомит на 50—80 % состоит из панцирей диатомей. Панцири планктонных диатомей, отлагавшиеся после отмирания водорослей на дне морских и пресноводных бассейнов, образовали там мощные отложения, толщина которых в некоторых местах достигает нескольких сотен метров. Вынесенные на поверхность горнообразовательными процессами, они и сформировали указанную породу. Крупные залежи диатомита в России встречаются в Тюмени, Поволжье, Приморском крае и в ряде других мест. Только на территории Тюменской области открытые в прошлом веке залежи диатомитов составляют до $500 \cdot 10^{12}$ $м^3$. Считают, что это открытие можно поставить в один ряд с обнаружением за Уралом запасов нефти и газа, так как диатомит — сырье многоцелевого назначения. Он служит источником около 100 разнообразных продуктов, находя применение как материал для получения оптического стекловолокна, жидкого стекла, как фильтрующее вещество в различных отраслях промышленности, как полировочный и шлифовальный материал. Его используют в качестве строительного материала, для изготовления динамита.

Твердые кремнеземные оболочки диатомей длительное время сохраняются в ископаемом состоянии, поэтому их используют для определения происхождения и возраста различных осадочных пород. Особое значение имеют диатомовые в экологическом мониторинге, являясь хорошими индикаторами органического загрязнения водной среды.

Однако массовое развитие некоторых диатомей может иметь отрицательное значение. Они нередко вызывают «цветение» воды, появление в ней неприятных запахов забивая жабры животных, они вызывают их гибель.

В последнее время особый интерес вызывает обнаружение токсинов у ряда диатомей. Представители рода *Pseudo-nitzschia* (*P. seriata*, *P. multiseries*, *P. australis*, *P. pseudodelicatissima*, *P. delicatissima*, *P. turgidula*) и *Nitzschia navis-varingica* образуют токсин — домоевую кислоту, который вызывает амнезическое отравление моллюсками у людей и животных. Домоевая кислота ($C_{15}H_{21}NO_6$) растворима в воде и нерастворима в органических растворителях. Впервые домоевая кислота была выделена из макроскопической красной водоросли *Chondria armata*, называемой по-японски — «домои», отсюда и название кислоты. В традиционной японской медицине эту водоросль использовали как средство против гельминтов. В 1987 г. в Канаде было зарегистрировано более 100 случаев отравления людей этим токсином после употребления мидий, четверо из пострадавших умерли. Симптомами отравления являются, в легком случае, тошнота, рвота, диарея. В тяжелом случае исчезает болевая чувствительность, появляются галлюцинации, происходит потеря кратковременной памяти. Домоевая кислота повреждает нейроны и обеспечивает сильное торможение ЦНС.

Филогения. Створки диатомовых водорослей не растворяются в большинстве природных вод, поэтому они осаждаются на протяжении последних 150 млн лет, начиная с раннего мелового периода. Таким образом, есть основания полагать, что диатомеи появились до наступления мелового периода. Наиболее древние ископаемые диатомеи были центрическими, в то время как самые древние пеннатные были бесшовными из позднего мелового периода (около 70 млн лет назад). Останки шовных диатомей имеют более поздний возраст. Согласно ископаемым останкам пресноводные диатомеи появились около 60 млн лет назад и достигли расцвета в миоцене (24 млн лет назад). Палеонтологические данные убедительно подтверждают наличие более примитивных признаков в организации центрических диатомей, как древней группы, в то время как снабженные швом пеннатные представляют вершину эволюции этой группы. Методами молекулярной биологии было показано, что диатомовые — монофилетичная группа, но внутри этой группы центрические диатомеи не формируют, как ранее считали, монофилетичную группу.

Наличие трехчастных мастигонем на жгутике, строение хлоропластов, пигментные системы, трубчатые митохондрии, запасные продукты — все это подтверждают несомненную принадлежность диатомовых водорослей к группе охрофитовых. Чаще всего дискутируется вопрос об их близости к другим классам этого отдела, так как наличие таких особенностей, как кремнеземный панцирь, диплобионтный жизненный цикл, редукция жгутикового аппарата, особенности карио- и цитокинеза, значительно отличают диатомей от других представителей охрофитовых. Предполагали, что предками диатомей могли быть какие-то древние синуровые. Некоторые авторы даже рассматривали синуровых как «жгутиковых диатомей». Однако данные молекулярной биологии показывают, что среди страминопил диатомовые образуют достаточно обособленную группу, которая отстоит от других охрофитовых водорослей дальше, чем сами они отдалены друг от друга, но все-таки ближе к охрофитовым, чем к грибоподобным протистам. Анализ последовательности нуклеотидов генов SSU rDNA, *rbc*L и пигментного состава показали, что внутри охрофитовых сестринской линией диатомовым является недавно открытая группа болидофициевых — окрашенных двужгутиковых монад, обитающих в океанах и морях (см. рис. 232).

Систематика. Считается, что к классу диатомей относится около 300 родов, включающих 10—12 тыс. видов, но некоторые авторы убеждены, что истинное количество видов диатомей может достигать 1 млн.

В настоящее время нет устоявшейся системы диатомовых. В большинстве работ, которые касаются изучения флор диатомей, систематики и классификации, класс диатомей рассматривается в ранге отдела с двумя (Centrophyceae и Pennatophyceae) или тремя классами (Coscinophyceae, Fragilariophyceae, Bacillariophyceae). Вместе с тем использование методов молекулярной биологии показало, что Coscinophyceae и Fragilariophyceae — парафилетичные группы и требуется дальнейший пересмотр системы диатомовых водорослей.

В данном учебнике диатомовые рассматриваются среди других групп водорослей в ранге одного класса в широком смысле, причем для выделения порядков принята система F. E. Round et al., 1990.

Порядки, традиционно относимые к центрическим диатомеям

Виды центрических диатомовых водорослей особенно широко представлены в планктоне морей и океанов как одни из главных продуцентов органических веществ. Это одноклеточные и колониальные формы, через створку которых можно провести три и более осей симметрии, у которых отсутствует активная подвижность (не имеют шва на панцире) и имеется оогамный половой процесс.

Порядок талассиозировые — Thalassiosirales

К порядку относят одноклеточных и колониальных представителей с круглыми, реже эллиптическими створками. Двугубые выросты обычно немногочисленные, по-разному расположены на лицевой стороне створки. Выросты с опорами, обычно многочисленные, расположены в прикраевой и/или центральной части створки.

Род циклотелла — Cyclotella (рис. 263, *А*) встречается в виде одиночных клеток, иногда образует колонии, где клетки объединяются в непрочные цепочки. Клетки похожи на круглую невысокую коробочку. Центральная часть более выпуклая и у большинства видов бесструктурная, краевая зона створки несет радиальные штрихи или ребрышки. Многочисленные хлоропласты имеют вид мелких пластинок и располагаются по створковым сторонам. Фултопортулы располагаются в виде кольца по краю створки, иногда на поверхности створки. Некоторые клетки могут образовывать хитиновые фибриллы длиной около 150 мкм, которые, как полагают, могут придавать лучшую плавучесть клеткам, а также препятствовать поеданию этих клеток зоопланктоном. Встречается в планктоне и на дне пресных водоемов.

Порядок косцинодисковые — Coscinodiscales

Представители порядка имеют круглые створки, реже эллиптические или многоугольные. Двугубые выросты образуют кольцо по краю створки, иногда

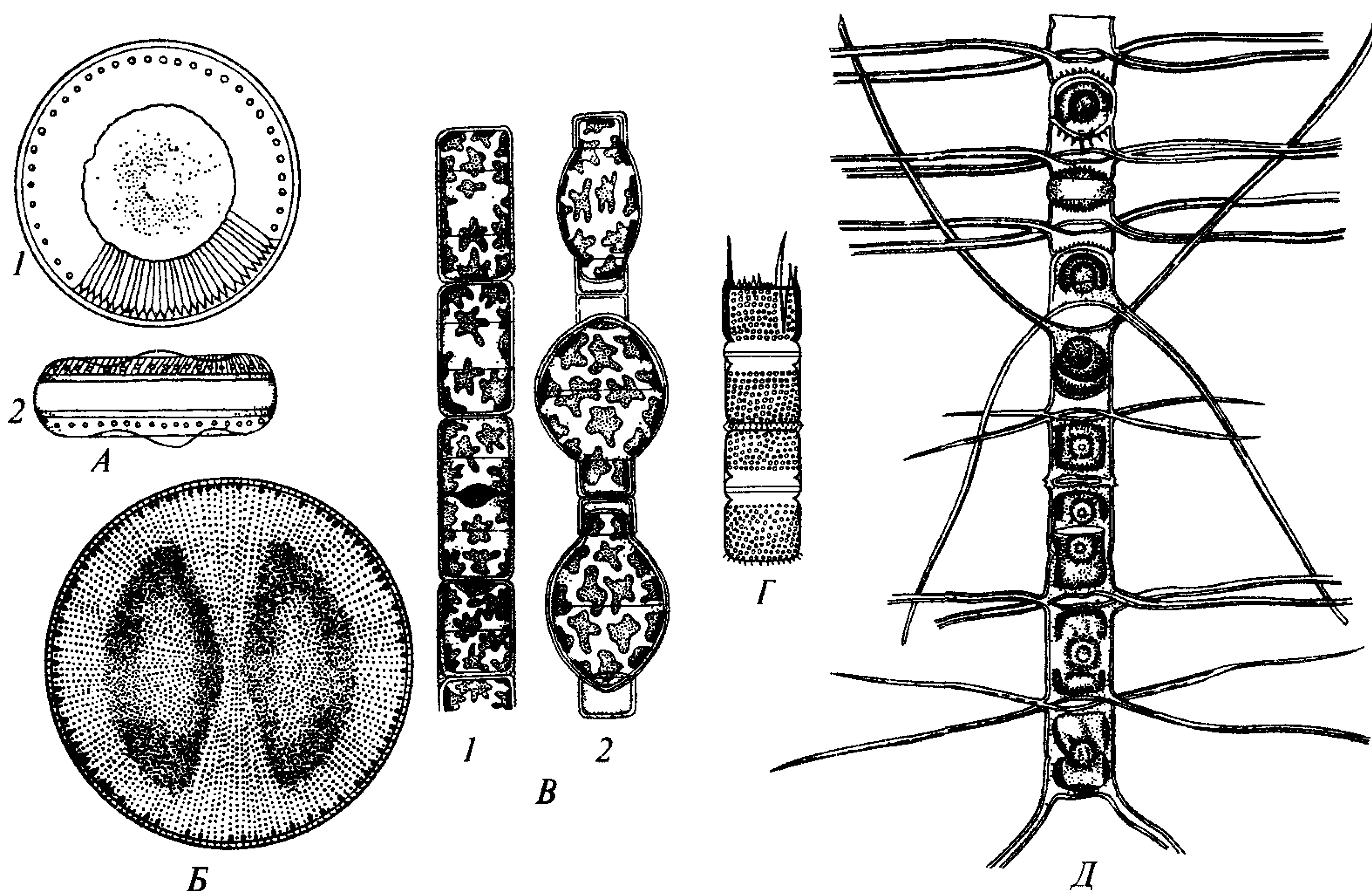


Рис. 263. Центрические диатомовые:

А — *Cyclotella*: *1* — вид со створки, *2* — вид с пояска; *Б* — *Coscinodiscus*: панцирь со створки; *В* — *Melosira*: *1* — колония, клетки с пояска, *2* — колония с ауксоспорами; *Г* — *Aulacoseira*: колония, клетки с пояска; *Д* — *Chaetoceros*: часть цепочки (клетки видны с пояска)

дополнительно присутствуют в центре клетки, реже по всей поверхности створки. Виды морские, реже пресноводные.

Род косцинодискус — Coscinodiscus имеет внешний вид, сходный с *Cyclotella*, встречается в тех же местообитаниях, но на его створковых сторонах точки или ареолы располагаются радиальными или тангентальными рядами, реже беспорядочно, а по краю створки у некоторых видов имеются шипики (рис. 263, *Б*). Римопортулы у них располагаются или беспорядочно по всей поверхности створки, или образуют краевое кольцо.

Порядок мелозировые — Melosirales

К порядку относят колониальных, реже одиночных, представителей. Панцирь шаровидный или цилиндрический. Створки круглые, плоские или выпуклые. Двугубые выросты расположены по всей поверхности створки. Подавляющее большинство видов — морские.

Род мелозира — Melosira (рис. 263, *В*). Клетки в виде высоких цилиндрических или бочонкообразных коробочек. Колонии — плотные нити, в которых клетки соединены створками при помощи слизи, а у некоторых видов — и при помощи шипиков. Створки всегда круглые, покрыты нежными или грубыми точками (порами), часто образующими радиальные ряды. Римопортулы располагаются по всей поверхности створки и у края образуют кольцо. Много-

численные хлоропласты имеют вид дисков или лопастных образований. *Melosira* обитает преимущественно в планктоне и бентосе пресных и соленых водоемов. В последние годы объем рода пересмотрен, и ряд видов, которые встречаются только в пресных водах, выделены в новый род *аулакозира* (*Aulacoseira*) (рис. 263, *Г*) **порядок аулакозировых — Aulacoseirales.** Для этого рода характерно расположение римопортул на загибе створки.

Порядок хетоцеротовые — Chaetocerotales

Клетки соединены в колонии, реже одиночные. Панцирь цилиндрический. Створки эллиптические или почти круглые, с длинными полярными выростами, с помощью которых клетки соединены в колонии. Римопортулы расположены в центральной части створки, реже отсутствуют. Виды морские, реже пресноводные.

Род хетоцерос — Chaetoceros (рис. 263, *Д*) образует колонии из цепочки клеток, соединенных длинными полыми прямыми или изогнутыми щетинками или шипами, при этом шипы соседних клеток перекрещиваются и иногда срастаются в основании. Щетинки расположены на каждом из полюсов эллиптических створок. Клетки с пояска прямоугольные. У некоторых видов клетки соединяются в цепочки с помощью кремниевых мостиков. Для всего рода характерно наличие обычно в центре створки одной римопортулы. Виды почти исключительно морские, встречаются в планктоне. С некоторыми видами связывают гибель рыб.

Порядки, традиционно относимые к пеннатным диатомеям

К пеннатным относят одноклеточных и колониальных представителей, через створку которых можно провести две и меньше осей симметрии. Клетки линейные или ланцетовидные, реже эллиптические или округлые. Среди них есть подвижные (со швом) и неподвижные. Половой процесс — своеобразная изогамия, у одного рода — оогамия.

Порядок фрагилариевые — Fragilariales

Представители порядка одиночные или собраны в колонии, клетки удлиненные, эллиптические. Римопортулы располагаются на концах створки. Септы и шов отсутствуют. Встречаются в пресных и морских водоемах.

Род синедра — Synedra (в широком смысле) (рис. 264, *А*) — одиночные, реже колониальные представители, свободноживущие либо прикрепленные к субстрату. Клетки палочковидные, заостренные или закругленные на концах, на створках несут нежную поперечную штриховку, шов отсутствует. С пояска панцирь имеет прямоугольные очертания. Два хлоропласта располагаются в плоскости створок. Обитают в литорали или обрастаниях пресных, солоноватых и морских вод, имеются планктонные формы.

Род фрагилария — Fragilaria (рис. 264, *Б*). Клетки по внешнему виду напоминают *Synedra* (некоторые авторы объединяют большинство видов этих родов в один род), но соединяются в длинные лентообразные колонии. Каждая клетка содержит два пластинчатых хлоропласта. На одном из концов каждой створки

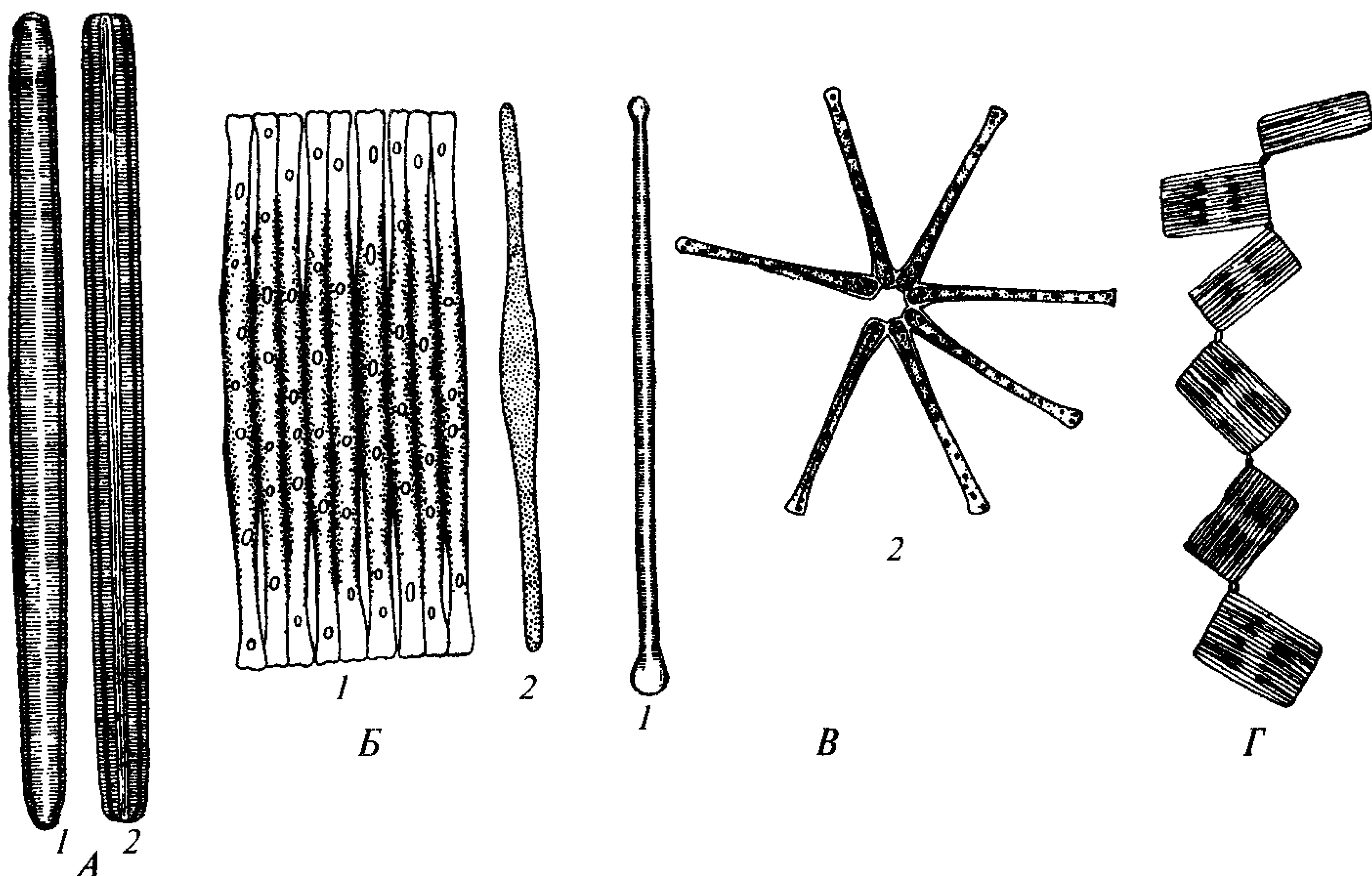


Рис. 264. Бесшовные диатомеи:

А — *Synedra*: *1* — панцирь со створки, *2* — панцирь с пояска; *Б* — *Fragilaria*: *1* — колония, *2* — панцирь со створки; *В* — *Asterionella*: *1* — панцирь со створки, *2* — общий вид колонии; *Г* — *Tabellaria*: общий вид колонии

имеется по единственной римопортуле. *Fragilaria* обитает преимущественно в литорали, реже в планктоне пресных и солоноватых вод.

Род астерионелла — Asterionella (рис. 264, *В*) образует колонии, похожие на изящную звездочку с лучами (клетками), расположенными в разных плоскостях. Каждая клетка имеет вид тонкой палочки со слегка расширенными концами, шов отсутствует. Римопортулы расположены на обоих концах створок. Хлоропласты многочисленные, в виде мелких пластинок. Обитатель планктона пресных водоемов и морей.

Порядок табелляриевые — Tabellariales

Клетки прямоугольные с пояска, эллиптические до удлиненно линейных со створки. Имеются вставочные ободки с септами. Римопортулы расположены в центре клетки. Шов отсутствует. Большинство представителей — пресноводные эпифиты.

Род табеллярия — Tabellaria (рис. 264, *Г*) образует колонии, клетки в которых соединяются в зигзагообразные цепочки (реже колонии звездчатые) и с пояска имеют форму табличек. При этом клетки обращены друг к другу створковой стороной и соединяются своими уголками (слизью). Клетки бесшовные, снабжены вставочными ободками и септами. Створки — от линейных до удлиненно-эллиптических с расширенными концами и серединой. Имеется единственная на створку римопортула, расположенная около центральной расширенной части створки. Хлоропласты имеют вид многочисленных мелких зерен. Обитают в обрастаниях и планктоне пресных вод.

Порядок ахнантовые — Achnanthales

К порядку относят одноклеточных и колониальных представителей со щелевидным швом только на одной створке.

Род кокконеис — Cocconeis (рис. 265, *А*). Клетки одиночные, овальные, прикрепляются к субстрату всей плоскостью нижней створки, снабженной швом, на верхней створке шов отсутствует. Хлоропласт в виде согнутой пластинки располагается на верхней стороне. Встречается в обрастаниях водорослей или высших растений в пресных и морских водах.

Порядок цимбелловые — Cymbellales

Клетки одиночные или собраны в колонии. Створки изо- или гетерополярные, могут быть полулунными. Щелевидный шов либо на обеих створках и хорошо развит, либо на одной стороне — зачаточный.

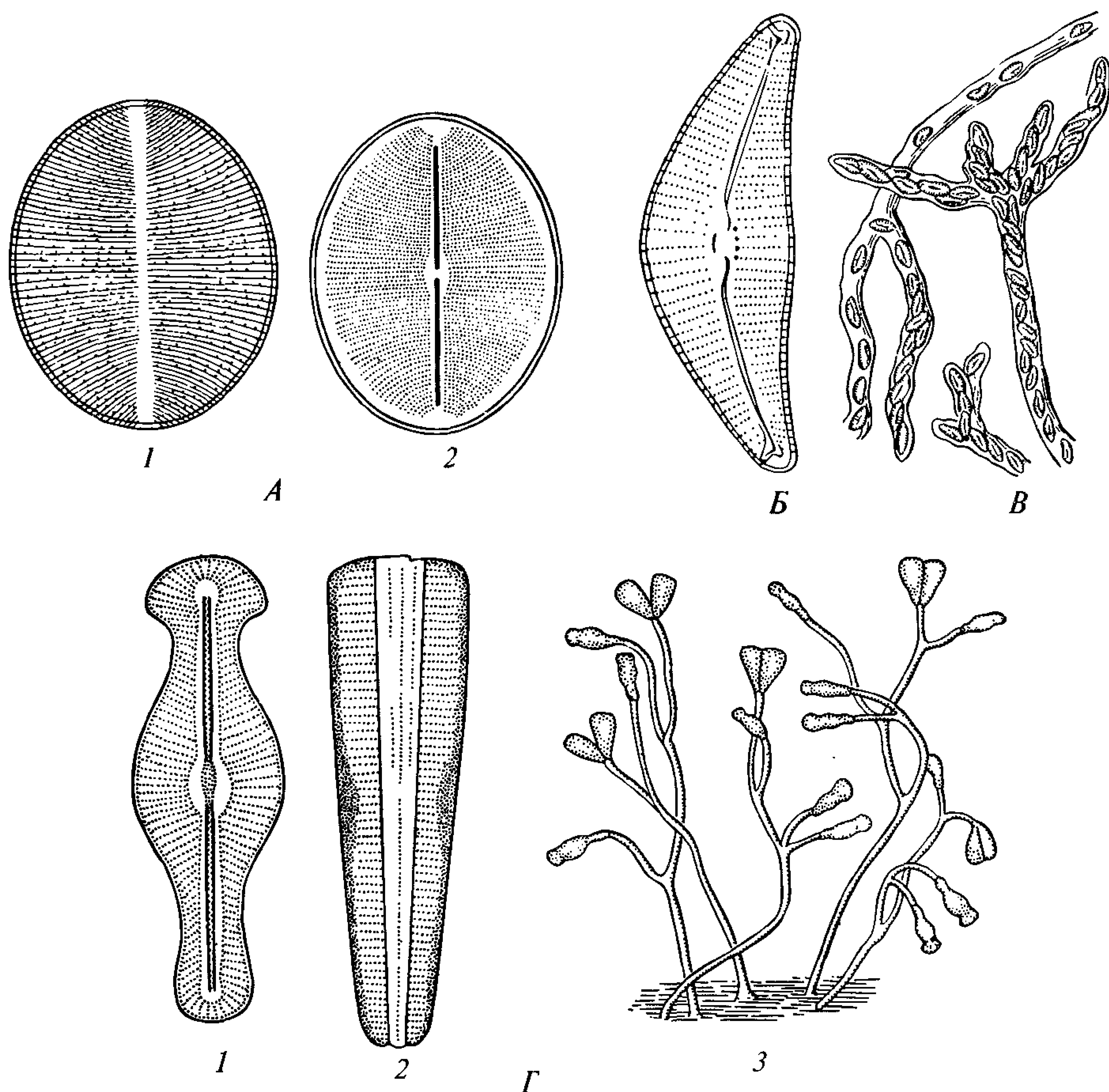


Рис. 265. Ахнантовые и цимбелловые диатомеи:

А — *Cocconeis*: *1* — верхняя створка, *2* — нижняя створка; *Б* — *Cymbella*: панцирь со створки; *В* — *Encyonema*: колония в студенистой трубке; *Г* — *Gomphonema*: *1* — панцирь со створки, *2* — панцирь с пояска, *3* — колония

Род цимбелла — Cymbella (в широком смысле) (рис. 265, *Б*). Створки обычно полулунной формы, с прямым или вогнутым брюшным и выпуклым спинным краями. Щелевидный шов обычно эксцентрический, более или менее приближенный к брюшному краю. Хлоропласт один, расположен с поясковой стороны. Клетки свободноживущие или прикрепленные к субстрату слизистой ножкой. Слизь для ножки выделяется через апикальные поры. Встречается главным образом в бентосе и обрастаниях пресных водоемов. Организмы, формирующие студенистые трубки, относят сейчас к ***роду энционема (Encyonema)*** (рис. 265, *В*).

Род гомфонема — Gomphonema (рис. 265, *Г*). У створок один конец у́же другого, и они напоминают наконечник молотка. С пояска клетки имеют вид клинышка. Шов проходит по середине створки. Два хлоропласта расположены по поясковым сторонам. Клетки могут непосредственно прикрепляться к субстрату или сидят на слизистой ножке. Встречается в бентосе пресных водоемов.

Порядок навикуловые — Naviculales

Клетки одиночные, створки изопольные, с хорошо развитым щелевидным швом.

Род пиннулярия — Pinnularia (рис. 266, *А—Д*) широко распространен, встречается на дне или в обрастаниях у берегов в различных, преимущественно пресных водоемах. Представители рода предпочитают воды, бедные известью. Это одноклеточные водоросли, которые со створки имеют вид вытянутого эллипса, с пояска — вид продолговатого прямоугольника. Вдоль створки по-

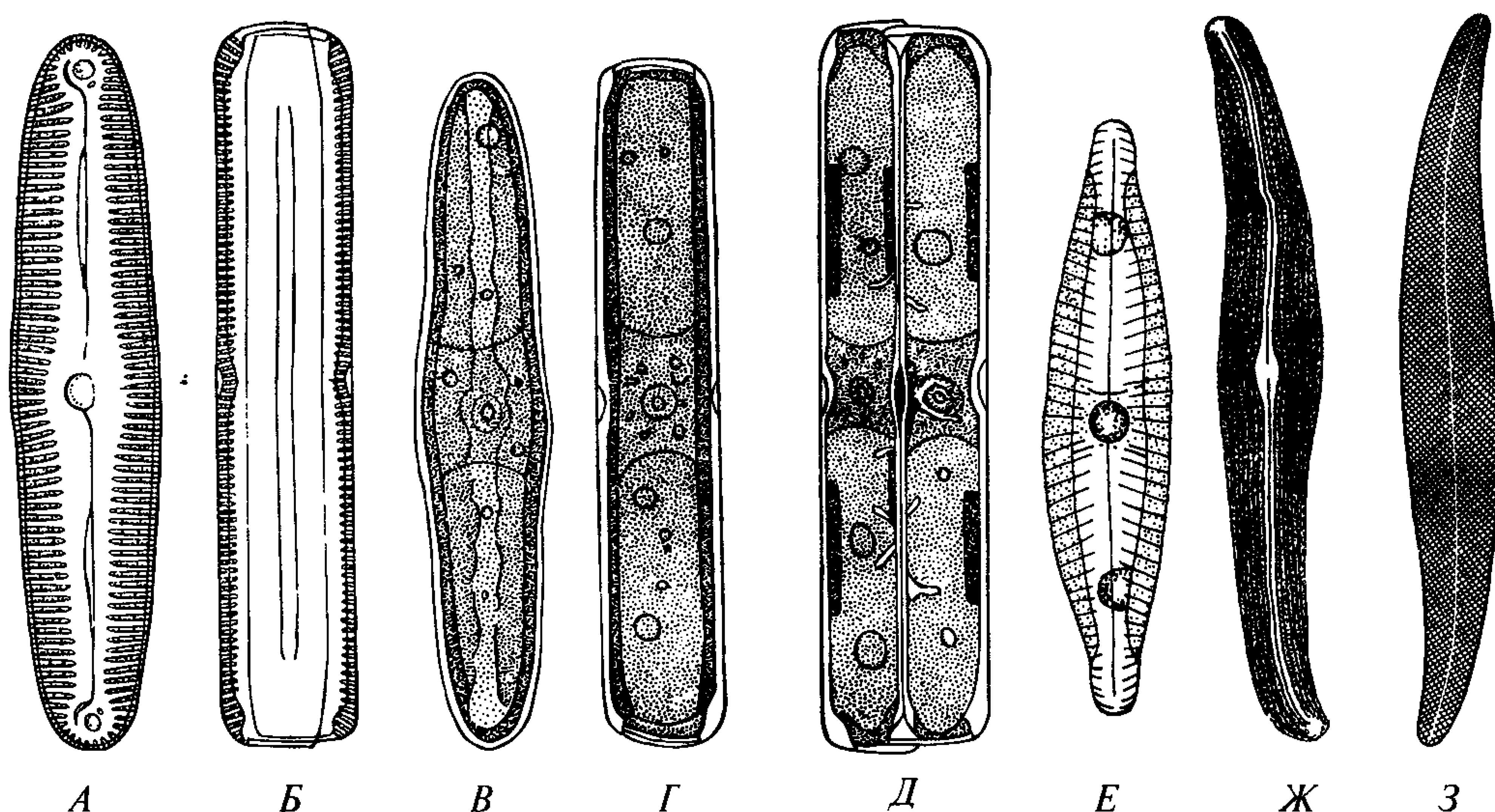


Рис. 266. Навикуловые:

Pinnularia: *А* — панцирь со створки; *Б* — панцирь с пояска; *В* — клетка со створки; *Г* — клетка с пояска; *Д* — деление клетки (две дочерние клетки с пояска); *Е* — *Navicula*: вид со створки: *Ж* — *Gyrosigma*: вид со створки; *З* — *Pleurosigma*: вид со створки

середине в виде тонкой, слегка изогнутой линии проходит щелевидный шов. На обоих концах и в середине клетки находятся терминальные и центральный узелки. По краю створки расположен четкий рисунок из параллельных ребрышек, не доходящих до линии шва, которые представляют собой перегородки узких поперечных камер на внутренней стороне створки. В клетке имеются два крупных пластинчатых хлоропласта или единственная Н-образная пластида, состоящая из двух соединенных половинок. В центре клетки находится цитоплазменный мостик, в котором лежит ядро. По обе стороны от мостика имеются вакуоли, капли масла и зерна волютина.

Род навикула — Navicula (рис. 266, *Е*) — один из самых богатых видами родов диатомовых водорослей. Его представители встречаются в тех же местообитаниях, что и *Pinnularia*, но чаще, чем она, в солоноватых и морских водах. Некоторые приспособились к обитанию в морском льду. Многие представители очень похожи на виды *Pinnularia* (щелевидный шов также расположен посредине створки) и отличаются от них главным образом отсутствием камер в створках. Кроме того, у многих видов концы клеток сужены таким образом, что форма клетки напоминает лодочку.

Виды сходных между собой ***родов гиросигма*** (***Gyrosigma***) из пресных и ***плевросигма*** (***Pleurosigma***) из морских водоемов имеют створки, согнутые в виде буквы S, и отличаются друг от друга штриховкой панциря (рис. 266, *Ж*, *З*).

Порядок бацилляриевые — Bacillariales

Клетки одиночные, реже колониальные. Створки изопольные, с каналовидным швом, расположенным в киле.

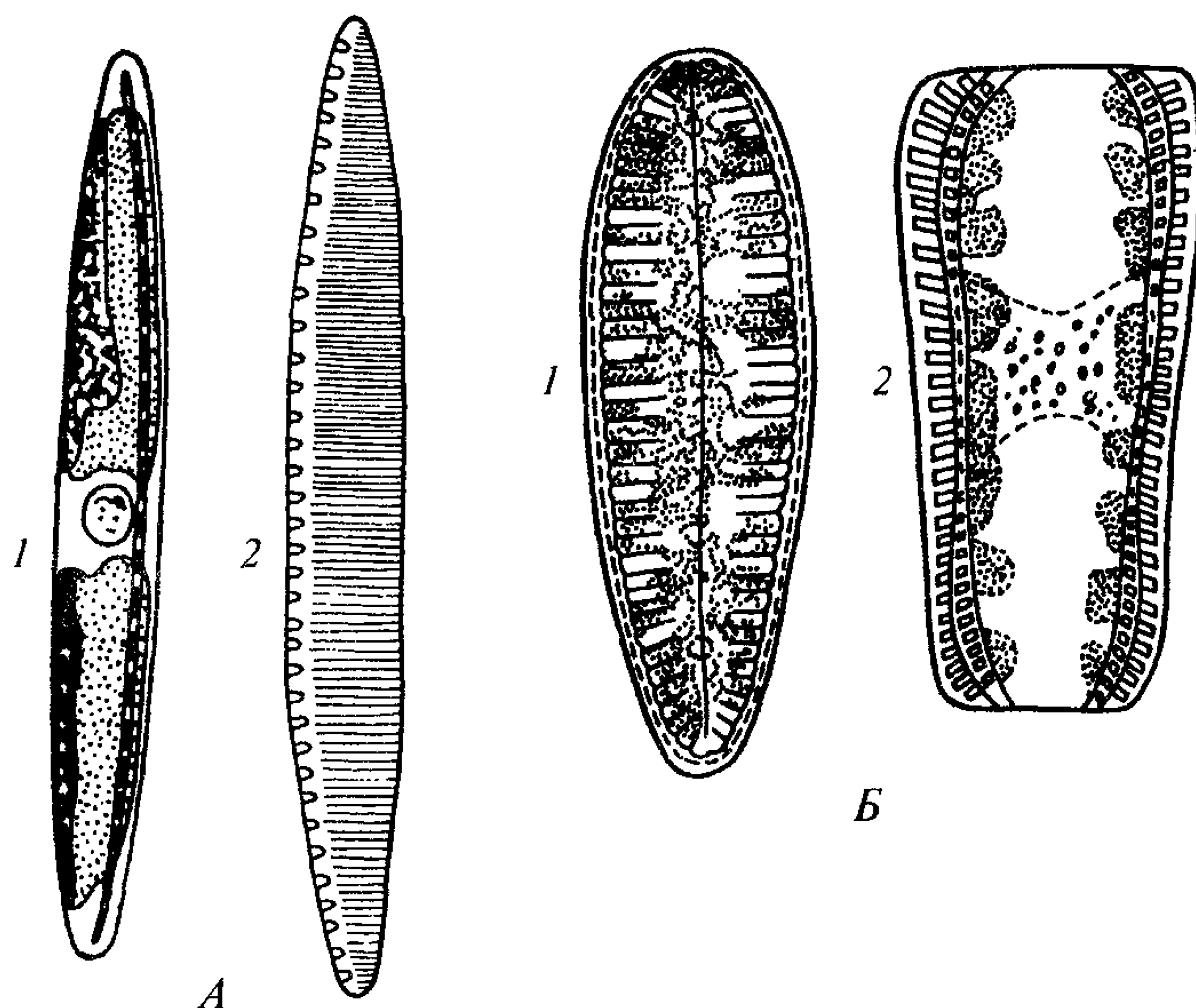


Рис. 267. Диатомовые с каналовидным швом:
А — *Nitzschia*: *1* — клетка со створки, *2* — панцирь со створки; *Б* — *Surirella*: *1* — клетка со створки, *2* — клетка с пояска

Род ницшия — Nitzschia (рис. 267, *А*). Клетки имеют палочковидные очертания с заостренными концами. На каждой створке находится киль с каналовидным швом, идущий вдоль одного из краев створки (на противоположных сторонах у эпитеки и гипотеки, т.е. кили расположены по диагонали). На створках располагаются параллельные линейные штрихи, состоящие из маленьких пор. Встречается в бентосе различных местообитаний.

Порядок сурирелловые — Surirellales

Клетки одиночные с изо- или гетеропольными створками. Каналовидный шов расположен в крыловидном выросте.

Род сурирелла — Surirella (рис. 267, *Б*). Клетки с пояска — клиновидные, со створки — эллиптические, яйцевидные, гитаровидные. По краю каждой створки проходят два гребня, или киля, в которых находится каналовидный шов. Таким образом, на одну клетку здесь приходится по четыре каналовидных шва. Представители этого рода встречаются в бентосе пресных, солоноватых и морских водоемов.

Класс пингвофициевые водоросли — Pinguiophyceae

Класс назван по типовому роду *Pinguiococcus* (от лат. *pingue* — жирный).

Общая характеристика

1. Одноклеточные и колониальные водоросли с монадным и коккоидным типами дифференциации таллома.

2. Монады гетероконтные, длинный жгутик (отсутствует у зооспор) несет трехчастные мастигонемы, короткий жгутик гладкий. Жгутики прикреплены сбоку.

3. Хлоропласты имеют типичное для охрофитовых строение.

4. Хлоропласты содержат хлорофиллы *а* и *с*, главный каротиноид — фукоксантин.

5. Хлоропласты с пиреноидом.

6. Митохондрии с трубчатыми кристами.

7. Водоросли содержат необычно высокий процент полиненасыщенных жирных кислот.

8. Клеточная стенка отсутствует, могут вырабатывать домики.

9. Компонент морского планктона.

Класс описан в 2002 г. M. Kawachi et al. Включает 5 монотипных родов: *Pinguiococcus*, *Pinguiochrysis*, *Phaeomonas*, *Glossomastix* и *Polypodochrysis*. У представителей последних двух родов зооспоры имеют только один гладкий жгутик (особенность, ранее не описанная для страминопил), в то время как у *Phaeomonas* оба жгутика типичные для охрофит. Анализ последовательности генов 18S рРНК и *rbc*L показал монофилию класса и связь с охрофитовыми водорослями.

Род полиподохризис — Polypodochrysis ранее относили к золотистым водорослям. Клетки расположены в домиках, которые, возможно, содержат кремний. Зооспоры голые, с единственным гладким жгутиком, хотя имеются два базальных тела. Базальное вздутие и глазок отсутствуют. В переходной зоне имеется единственная поперечная пластинка, переходной спирали нет. Ко-

решковая система состоит из трех микротрубочковых корешков и сети скелетных микротрубочек. От базального тела, от которого не отходит жгутик, к ядру тянется небольшой ризопласт. Для зооспор характерно скользящее движение по поверхности субстрата. У них обнаружены две псевдоподии, одна из которых связана с основанием жгутика, другая формируется только при изменении направления движения.

Род пингвиохризис — Pinguiochrysis встречается в планктоне Тихого океана в виде голых, неподвижных грушевидных клеток, форма которых может меняться. В клетках имеется по одному овальному хлоропласту. Его оболочка образует трубчатое впячивание в пиреноид. Ламеллы могут содержать более трех тилакоидов. В клетках отсутствуют базальные тела и центриоли.

Род глоссомастикс — Glossomastix имеет неподвижные клетки, лишенные клеточной стенки и объединенные в слизистые колонии. Размножение вегетативное (делением клеток пополам) и бесполое — одножгутиковыми плохо плавающими зооспорами, движение которых осуществляется за счет псевдоподий. На жгутике отсутствуют мастигонемы и базальное вздутие. В переходной зоне имеются переходная спираль и поперечная пластинка. Передний жгутик редуцирован до базального тела. Корешковая система представлена тремя микротрубочковыми корешками и ризопластом.

Класс феотамниофициевые водоросли — Phaeothamniophyceae

Класс назван по типовому роду *Phaeothamnion* (от греч. *phaios* — смуглый, *thamnion* — маленький куст).

Общая характеристика

1. Одноклеточные, колониальные и многоклеточные формы с коккоидным, пальмеллоидным и нитчатым типами дифференциации таллома.

2. Жгутиковые стадии имеют два неравных по длине и морфологии латеральных или субапикальных жгутика. Длинный жгутик несет два ряда трехчастных мастигонем, отсутствуют латеральные филаменты. В переходной зоне имеется переходная спираль.

3. Хлоропласты устроены типично для охрофит. Пиреноид может присутствовать.

4. Пигменты — хлорофиллы a, c_1 и c_2, присутствуют β-каротин, фукоксантин, диадиноксантин, диатоксантин и гетероксантин.

5. Глазок встречается только у зооспор.

6. Природа запасного продукта не известна, но полагают, что это β-1,3-глюкан.

7. Клеточная стенка имеется у всех представителей, во время клеточного деления формируется внутри родительской клеточной стенки.

8. Размножение вегетативное и бесполое (автоспоры, зооспоры), половое размножение неизвестно.

9. Обитают в пресных водах.

Представителей этого класса ранее относили к желтозеленым и золотистым водорослям. Класс был установлен в 1998 г. J.C. Bailey et al. на основании

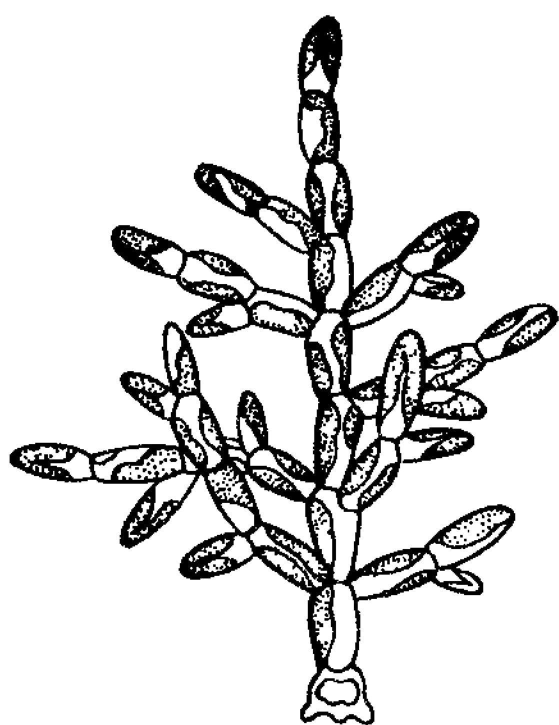


Рис. 268. *Phaeothamnion*, внешний вид

анализа последовательности нуклеотидного состава гена *rbc*L, пигментного состава (хлорофиллы *a* и *c*, уникальная для водорослей комбинация фукоксантина с гетероксантином, отсутствие виолаксантина), особенностей строения клетки (отсутствие вакуолей с хризоламинарином, отсутствие латеральных филаментов на мастигонемах, отсутствие эндогенных цист с кремнеземными стенками). В настоящее время подтверждена монофилетичность класса феотамниофициевых, и среди охрофит он более близок бурым и трибофициевым водорослям, чем золотистым. Сходство пигментов пластид *Phaeothamnion* с трибофициевыми (наличие диадиноксантина с диатоксантином и гетероксантином), но присутствие у него фукоксантина наводит на мысль, что фукоксантин мог быть утерян у предков современных трибофициевых.

Класс включает 14 родов с 26 видами, относящихся к двум **порядкам: феотамниевые — Phaeothamniales** (13 родов этого порядка ранее относили к золотистым водорослям) и **плеврохлориделловые — Pleurochloridellales** (единственный род этого порядка ранее относили к трибофициевым).

Род феотамнион — Phaeothamnion (рис. 268). Таллом имеет вид прикрепленных ветвящихся нитей высотой до 1 см. Клетки цилиндрические, неправильные, большей частью расширенные кверху, по длине в 2—3 раза превышают ширину. При делении клеток материал родительской стенки, по-видимому, используется для образования слоистого чехла, окружающего клетки нити. По периферии клетки под плазмалеммой, как и у ряда других представителей класса, имеются везикулы, напоминающие физоды бурых водорослей. Клетки содержат от одной до нескольких дисковидных пластид, окрашенных в оливково-бурый цвет. Бесполое размножение осуществляется зооспорами, образующимися по 1—2, реже по 4—8 в одной клетке. У зооспор жгутики прикрепляются сбоку. Положение жгутиковых корешков напоминает таковое у трибофициевых и бурых водорослей, отсутствует ризопласт.

В жизненном цикле могут образовываться цисты, в стенках которых отсутствует кремний. Цисты прорастают зооспорами. *Phaeothamnion* встречается главным образом на нитчатых водорослях в стоячих и медленно текущих пресных водоемах.

Класс трибофициевые (желтозеленые) водоросли — Tribophyceae (Xanthophyceae)

Класс назван по типовому роду *Tribonema* (от греч. *tribon* — опытный, искусный, хитрый, *nema* — нить). Ранее класс назывался по окраске хлоропластов — желтозеленые водоросли. В данном учебнике объем класса понимается без эвстигматофициевых и хлорарахниофитовых.

Общая характеристика

1. Водоросли с различными типами дифференциации таллома (монадный, коккоидный, пальмеллоидный, амебоидный, нитчатый, разнонитчатый, псевдопаренхиматозный, паренхиматозный, сифональный).

2. Монады с двумя неравными жгутиками. Длинный, несущий два ряда трехчастных мастигонем, направлен вперед; короткий, гладкий, направлен назад, в его основании находится парабазальное вздутие. В переходной зоне жгутиков имеется переходная спираль.

3. Хлоропласты имеют все характерные для охрофитовых водорослей особенности строения.

4. Пигменты — хлорофиллы *a*, c_1, c_2; из каротиноидов преобладает вошериаксантин, фукоксантин отсутствует.

5. Глазок расположен в хлоропласте и ориентирован на базальное вздутие жгутика.

6. Запасной продукт — липиды в виде капель в цитоплазме, возможно, присутствует хризоламинарин в цитоплазматических вакуолях.

7. Митохондрии с трубчатыми кристами.

8. В состав клеточной стенки входят целлюлоза и пектиновые вещества, у некоторых присутствует кремнезем. Клеточная стенка может состоять из двух половинок.

9. Митоз закрытый, с центриолями (исследован только для *Vaucheria*).

10. Размножение вегетативное, бесполое и половое.

11. Формируют эндогенные цисты с окремнелой оболочкой, состоящей из двух неравных частей.

12. Широко распространены в пресных водах и почвенных местообитаниях, имеются морские представители.

Большинство трибофициевых — неподвижные организмы. У подвижных особей движение может осуществляться с помощью жгутиков, либо ризоподий. Клетки могут иметь разнообразную форму: шаровидную, эллипсоидную, яйцевидную, грушевидную, веретеновидную, цилиндрическую, тетраэдрическую, серповидную и др. Размеры талломов колеблются от 0,5—1,5 мкм (например, *Chloridella*) до нескольких миллиметров в диаметре (например, *Botrydium*) и до десятков сантиметров в длину (например, *Vaucheria*).

Жгутики. У монадных представителей (у зооспор и гамет) имеются два неравных по длине и морфологии жгутика (рис. 269). Исключением являются синзооспоры *Vaucheria*, у которых по поверхности расположены многочисленные пары немного различающихся по длине гладких жгутиков. Жгутики прикрепляются на клетке субапикально (у сперматозоида *Vaucheria* прикрепление латеральное). Мастигонемы синтезируются в цистернах эндоплазматической сети. Короткий жгутик заканчивается акронемой.

Базальные тела жгутиков трибофициевых типичного строения, расположены под прямым углом друг к другу. Корешковая система представлена поперечноисчерченным корешком — ризопластом и тремя микротрубочковыми корешками, каждый из которых состоит из 3—4 микротрубочек (см. рис. 244).

Хлоропласт. Имеет типичное для охрофитов строение (рис. 269, *Б*). Обычно в клетке присутствует несколько зеленых или желто-зеленых дисковидных пластид. Их окраска связана с отсутствием фукоксантина, отвечающего за зо-

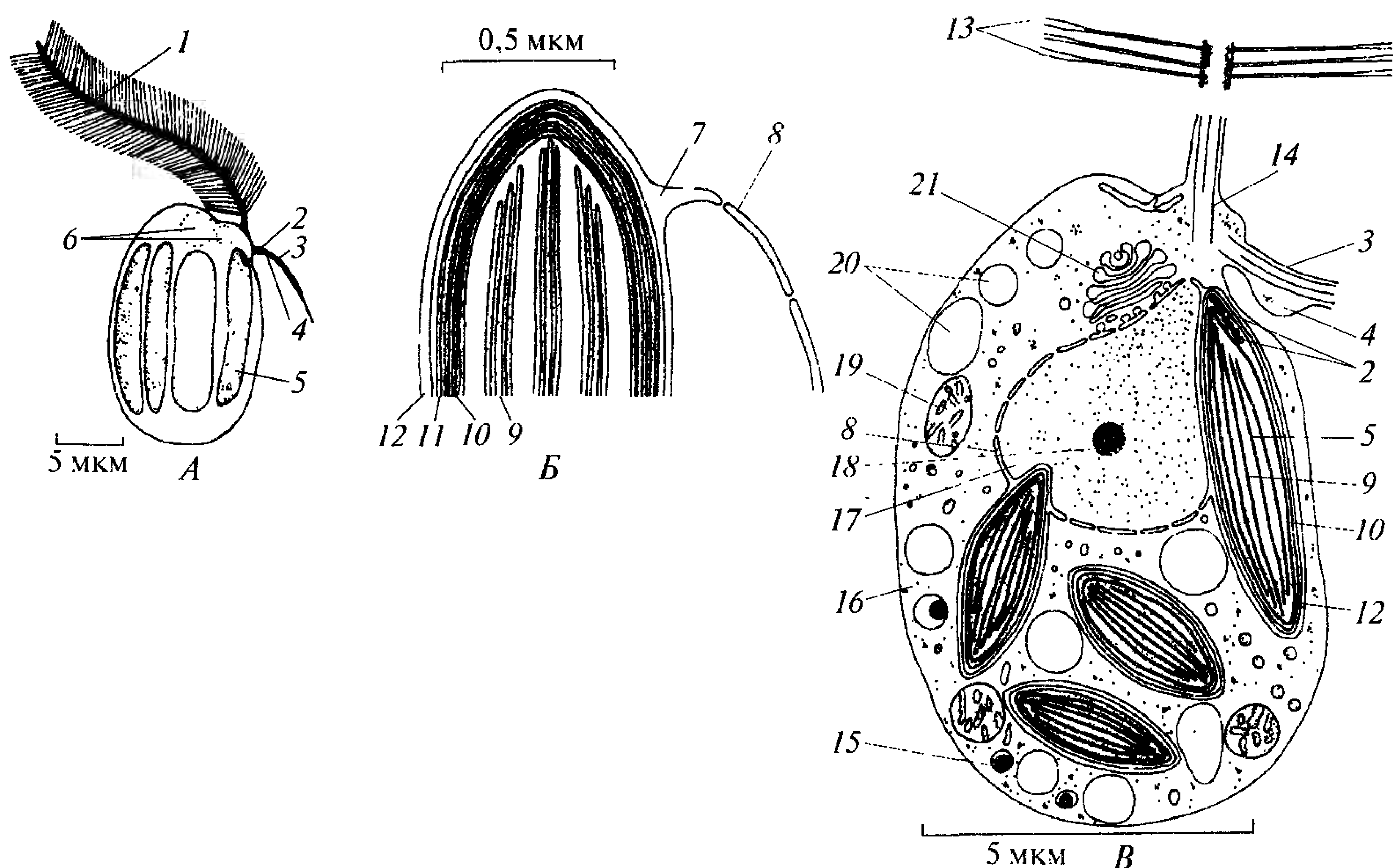


Рис. 269. Строение жгутиковой клетки трибофициевых на примере зооспоры *Tribonema* (C. Hoek van den et al., 1995):

А — общая морфология клетки; *Б* — детали ультраструктуры хлоропласта; *В* — ультраструктура клетки: *1* — длинный перистый жгутик; *2* — глазок; *3* — гладкий короткий жгутик; *4* — парафлагеллярное вздутие; *5* — хлоропласт; *6* — сократительные вакуоли; *7* — соединение наружной мембраны хлоропластной ЭПС с наружной мембраной ядра; *8* — оболочка ядра; *9* — трехтилакоидная ламелла; *10* — опоясывающая ламелла; *11* — оболочка хлоропласта; *12* — хлоропластная эндоплазматическая сеть; *13* — мастигонема; *14* — базальные тела; *15* — везикула; *16* — рибосома; *17* — ядро; *18* — ядрышко; *19* — митохондрия; *20* — вакуоли; *21* — аппарат Гольджи

лотистый и коричневый цвет у других охрофитовых. Из каротиноидов у трибофициевых присутствуют β-каротин, вошериаксантин, диатоксантин, диадиноксантин, гетероксантин и др. В клетках трибофициевых кроме дисковидных встречаются пластиды и других форм: пластинчатые, корытовидные, лентовидные и др. У немногих видов обнаружены пиреноиды полупогруженного типа. Глазок состоит из ряда липидных глобул, расположен на переднем конце тела в хлоропласте, ориентирован на базальное вздутие жгутика (рис. 269).

Клеточная стенка. У видов с амебоидной, монадной и пальмеллоидной организацией клеточная стенка отсутствует, они покрыты только цитоплазматической мембраной и могут легко менять форму. Иногда «голые» клетки находятся внутри домиков, стенки которых могут быть окрашены в бурый цвет солями марганца и железа. У подавляющего большинства трибофициевых имеется клеточная стенка цельная или состоящая из двух частей. В ее составе, изученном у *Tribonema* и *Vaucheria*, преобладает целлюлоза и содержатся полисахариды, состоящие преимущественно из глюкозы и уроновых кислот. У молодых клеток оболочка тонкая, с возрастом она утолщается. В ней могут откладываться соли железа, соединения которого окрашивают ее в различные оттенки коричневого и красного тонов. Чаще в клеточной стенке присутствует

кремнезем, придавая ей твердость и блеск. Она может инкрустироваться также известью и быть различным образом скульптурирована (шипики, ячейки, бородавки, щетинки, зубчики и т.д.) У прикрепленных форм может образовываться вырост оболочки — ножка с прикрепительной подошвой.

У нитчатых водорослей с двухстворчатыми оболочками при распаде нитей клеточные оболочки разваливаются на Н-образные фрагменты, представляющие собой плотно соединенные половинки оболочек двух соседних клеток (рис. 270). При росте нитей Н-образный фрагмент клеточной стенки двух соседних дочерних клеток встраивается между двумя половинками оболочки материнской клетки. В результате этого каждая из дочерних клеток наполовину покрыта старой оболочкой материнской клетки и наполовину — новообразованной оболочкой.

Другие структуры. *Сократительные вакуоли* имеются у подвижных представителей. Обычно их 1—2 на клетку, иногда больше. *Аппарат Гольджи* своеобразного строения. Диктиосомы мелкие, содержат 3—7 цистерн.

Ядро одно, реже ядер много, у ценотических представителей клетки всегда многоядерные. Детали митоза подробно изучены только у *Vaucheria*. Митоз у нее закрытый, с центриолями, расположенными на полюсах вне ядра (рис. 271, *А*). Кинетохоры не обнаружены. Во время анафазы сильно удлиняются межполюсные микротрубочки веретена, что приводит к значительному удалению дочерних ядер друг от друга. Ядерная мембрана сохраняется, поэтому в телофазе (рис. 271, *Б*) дочерние ядра имеют вид гантели. Полагают, что такой митоз не является типичным для всей группы трибофициевых.

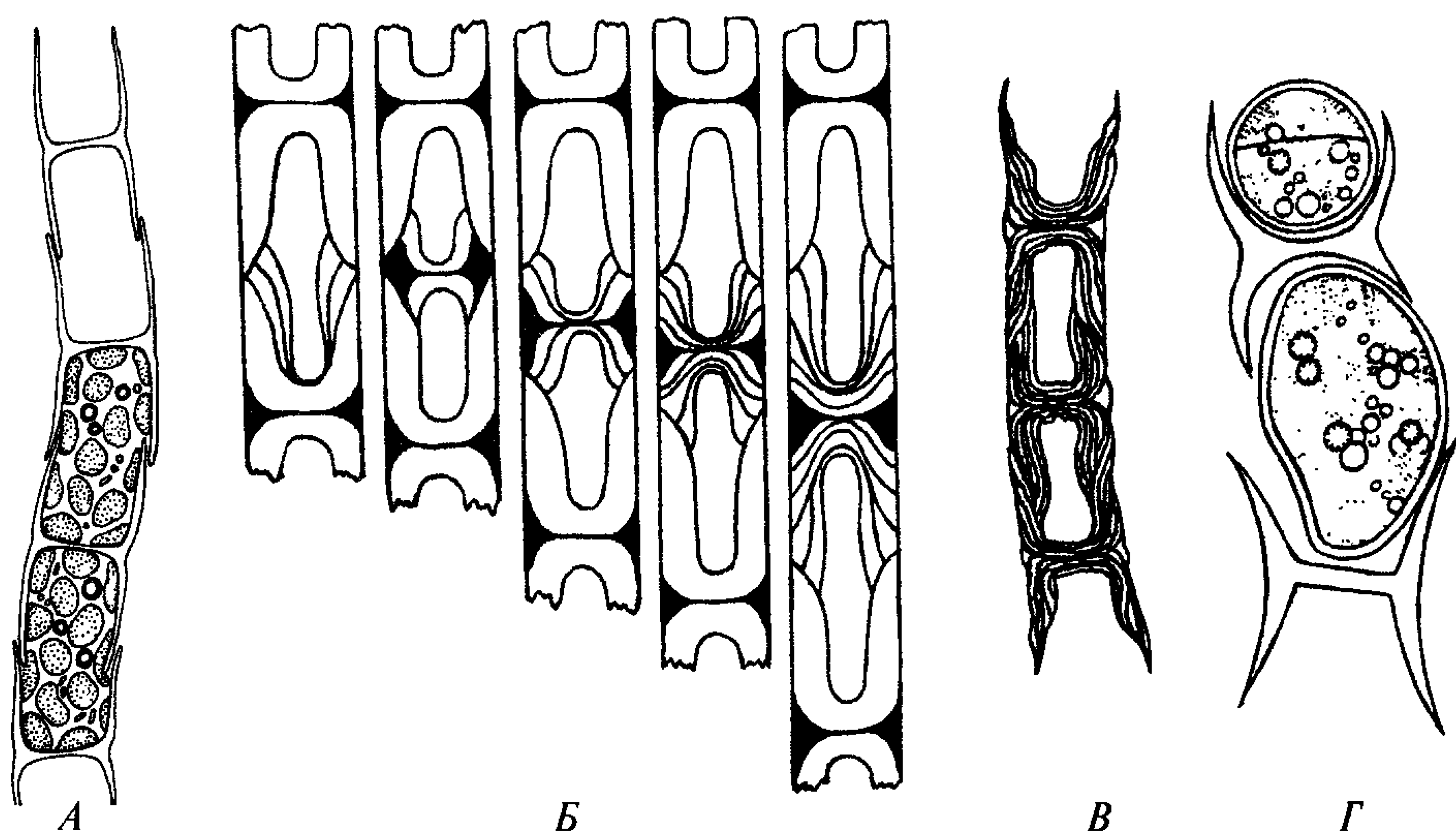


Рис. 270. Схема образования поперечной перегородки между двумя дочерними клетками (А.А. Масюк, 1993):

А — фрагмент нити; *Б* — закладка пояскового кольца и образование поперечной перегородки между двумя дочерними клетками; *В* — слоистость двустворчатых клеточных оболочек; *Г* — распад клеточной оболочки на Н-образные участки при образовании апланоспор

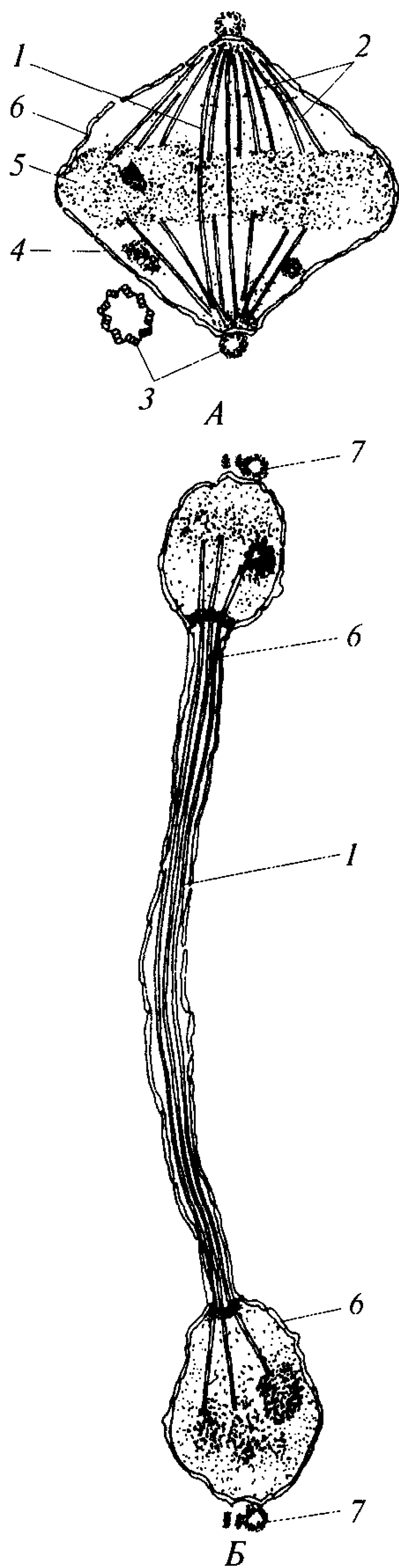


Рис. 271. *Vaucheria*, митоз (C. Hoek van den et al., 1995):

А — метафаза; *Б* — телофаза; *1* — межполюсная (от полюса к полюсу) микротрубочка; *2* — хромосомные микротрубочки веретена; *3* — центриоль; *4* — исчезающее ядрышко; *5* — хромосомы; *6* — оболочка ядра; *7* пара центриолей

Размножение. У большинства трибофициевых известно *вегетативное* и *бесполое* размножение. Вегетативное размножение осуществляется делением клеток пополам, распадом колоний и многоклеточных слоевищ на части. При бесполом размножении могут формироваться амебоиды, зооспоры, синзооспоры, гемизооспоры, гемиавтоспоры, автоспоры, апланоспоры. Зооспоры «голые» и обычно имеют грушевидную форму. Половой процесс (изо-, гетеро- и оогамный) описан у немногих представителей.

При наступлении неблагоприятных условий наблюдается *образование цист*. Цисты (статоспоры) эндогенные, одноядерные, реже многоядерные. Их стенка часто содержит кремнезем и состоит из двух неравных или, реже, равных частей.

Экология и значение. Трибофициевые встречаются на всех континентах, в том числе в Антарктиде. Они обитают преимущественно в пресных водах и почве, реже встречаются в наземных, солоноватоводных и морских местообитаниях. Населяют как чистые, так и загрязненные воды, с различным значением pH, но редко встречаются в обилии. Значительно разнообразнее и обильнее трибофициевые водоросли представлены в почвах, где, развиваясь в массе, могут вызывать «цветение» ее поверхности. Аэрофитные представители встречаются на стволах деревьев, скалах, стенах домов, иногда вызывая их позеленение.

Трибофициевые входят в различные экологические группы — планктон, перифитон и бентос. Подавляющее большинство из них — свободноживущие формы, но встречаются и внутриклеточные симбионты — зооксантелы в клетках простейших. Интересный внутриклеточный симбиоз образуют хлоропласты морской водоросли *V. litorea* с моллюском *Elysia chlorotica*. На протяжении 9 месяцев этот моллюск способен в культуре к фотоавтотрофной фиксации углекислого газа. Это самый длительный во времени симбиоз такого типа, когда симбиотическая пластида находится в непосредственном контакте с цитоплазмой животного. В природе личинки моллюска питаются нитями *Vaucheria*. В результате фагоцитоза хлоропласты водоросли попадают в цитоплазму эпителиальных клеток моллюска. В ходе этого процесса оболочка хлоропласта становится трехслойной, теряется наружная мембрана хлоропластной эндоплазматической сети. Такое явление может служить хорошим доказательством того, что в процессе эволюции в результате вторич-

ного симбиогенеза за счет потери мембран могли возникать хлоропласты с тремя мембранами.

Трибофициевые водоросли — продуценты кислорода и органических веществ, входят в состав трофических цепей. Они участвуют в самоочищении загрязненных вод и почв, образовании сапропеля, в процессе накопления органических веществ в почве, влияя на ее плодородие. Их хозяйственное значение сводится к использованию как показательных организмов при определении состояния загрязнения вод; они входят в состав комплекса микроорганизмов, применяемого для очистки сточных вод.

Филогения. В конце XIX—начале XX вв. различные роды трибофициевых относили к отделу зеленых водорослей, что было связано в первую очередь с окраской и морфологическим сходством талломов. Но уже А. Пашер включил эту группу в один эволюционный ряд с золотистыми и диатомовыми водорослями. Эта точка зрения в дальнейшем нашла подтверждение в исследованиях на цитологическом, биохимическом, физиологическом и молекулярном уровне. В настоящее время трибофициевые рассматриваются как класс внутри отдела охрофитовых. Из трибофициевых были выделены эвстигматофициевые в ранге такого же класса, но, как оказалось, в эволюционном плане они далеко стоят друг от друга. В филогенетических деревьях, построенных на анализе нуклеотидных последовательностей ряда генов, трибофициевые среди охрофитовых стоят значительно ближе к бурым водорослям, чем к золотистым, диатомовым, синуровым и эвстигматофициевым (см. рис. 232).

Разнообразие и систематика. Описано около 90 родов и более 600 видов, которые группируются в 6—7 порядков (H. Ettl, 1978). В основу выделения порядков положены тип дифференциации таллома и особенности жизненного цикла. Количество порядков зависит от точки зрения на ценотические трибофициевые водоросли: относят ли их к одному или 2 порядкам.

Порядок хлорамёбовые — Chloramoebales

Порядок включает представителей с монадным типом дифференциации таллома. Встречаются в соленых и пресных водах.

Род гетрохлорис — Heterochloris (рис. 272, *А*). Его клетки могут менять форму, образуя псевдоподии. Это явление присуще многим представителям порядка, так же как тенденция к животному способу питания. В клетке имеются несколько хлоропластов, капли масла и хризоламинарин. В переднем конце клетки — пульсирующие вакуоли, в центре клетки одно ядро. Размножается *Heterochloris* вегетативно продольным делением клетки.

Порядок ризохлоридовые — Rhizochloridales

Организмы с ризоподиальным типом дифференциации таллома, обитающие главным образом в пресных водоемах.

Род миксохлорис — Myxochloris обитает в клетках листьев сфагновых мхов, где имеет вид крупного многоядерного плазмодия (рис. 272, *Б*). Осенью он образует цисты, которые прорастают весной. Из них выходят зооспоры или амёбы, проникающие в пустые клетки листьев и сливающиеся там в плазмодий.

Порядок гетероглеевые — Heterogloeales

Водоросли с пальмеллоидным типом дифференциации таллома встречаются сравнительно редко, чаще в пресных, чем в соленых водах.

Род гельминтоглея — Helminthogloea (рис. 272, *В*) обитает в солоноватых водах. Эта колония, сидящая на расширенном основании, состоит из ветвящихся тяжей. В их слизи беспорядочно располагаются протопласты, каждый из которых окружен собственной слизистой обверткой.

Порядок мисхококковые — Mischococcales

Мисхококковые имеют коккоидный тип дифференциации таллома. Порядок немонофилетичный и требует ревизии.

Род харациопсис — Characiopsis (рис. 272, *Г*) — одноклеточные прикрепленные водоросли, напоминающие по внешнему виду зеленую водоросль *Characium* и эвстигматофициевую водоросль *Pseudocharaciopsis*. Пиреноид от-

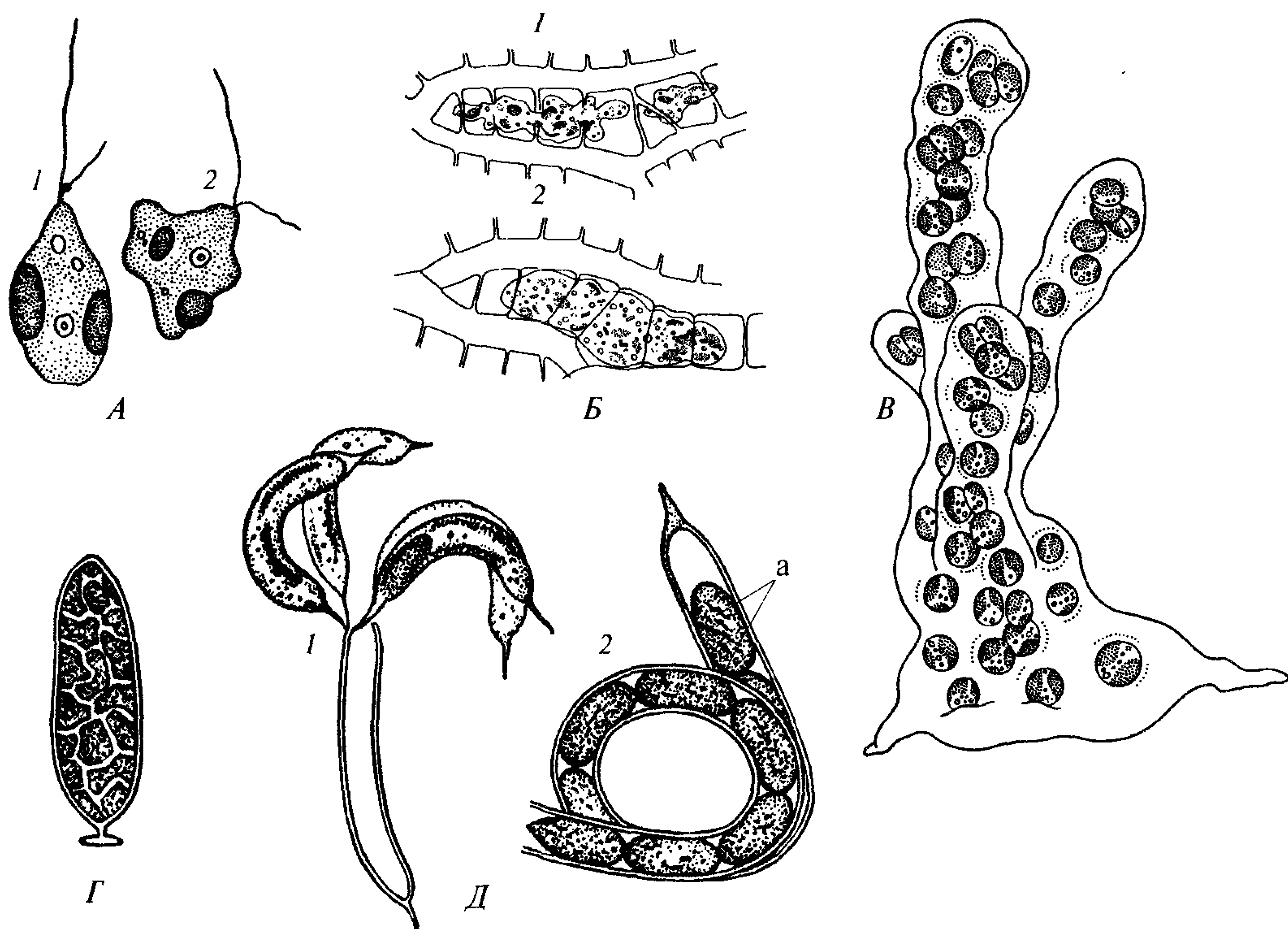


Рис. 272. Хлорамёбовые:

А — *Heterochloris*: *1* — внешний вид, *2* — образование псевдоподий; *Б* — *Myxochloris sphagnicola*: *1* — два маленьких плазмодия в клетке листа сфагнума, *2* — большой плазмодий с многочисленными хлоропластами, ядрами и пульсирующими вакуолями; *В* — *Helminthogloea ramosa*, молодая колония; *Г* — *Characiopsis*; *Д* — *Ophiocytium*: *1* — образование ценобия, *2* — формирование апланоспор (а)

сутствует. При размножении формирует зооспоры, апланоспоры и толстостенные цисты.

Род офиоцитиум — Ophiocytium (рис. 272, *Д*). Водоросль имеет удлиненные цилиндрические клетки, которые могут быть прямыми, согнутыми, спиральнозакрученными, на конце могут нести шип. Клеточная стенка состоит из двух неравных частей, из которых большая часть участвует в росте клетки, меньшая часть постоянна и имеет форму крышечки. Встречаются как одноклеточные, так и колониальные представители, свободноживущие или прикрепленные к субстрату с помощью маленькой ножки. Размножается зооспорами и апланоспорами. Известны цисты. Встречается в пресных водах. Некоторые виды предлагают перенести в эвстигматофициевые.

Порядок трибонемовые — Tribonematales

Представители порядка — водоросли с нитчатым, разнонитчатым, ложнотканевым и тканевым типом дифференциации таллома. Порядок немонофилетичный.

Род трибонема — Tribonema (см. рис. 270, *Л*). Таллом представлен неветвящимися нитями. Клетки цилиндрические или бочонкообразные. Клеточная стенка состоит из двух половинок, которые находят краями друг на друга в середине клетки. Оболочки часто слоистые. Фрагменты нитей всегда оканчиваются пустыми половинками Н-образных фрагментов оболочки, имеющих вид вилочки. В клетках несколько желтовато-зеленых пластид, пиреноиды отсутствуют. Размножение вегетативное (фрагментацией нитей), бесполое (зооспорами и апланоспорами) и половое (изогамный половой процесс), причем апланоспоры образуются чаще, чем зооспоры. Могут формировать покоящиеся споры (акинеты). Обитают в пресных водах, особенно обильны в холодное время года.

Порядок ботридиевые — Botrydiales

К порядку относятся водоросли с сифональным типом дифференциации таллома, у которых отсутствует оогамный половой процесс.

Род ботридиум — Botrydium (рис. 273) обитает на почве и имеет вид зеленых пузырей величиной несколько миллиметров, прикрепленных с помощью бесцветных ризоидов. Бесцветные ризоиды начинаются общим стволом, от которого отходят боковые ветви. Таллом сифональный, содержит многочисленные ядра и пластиды. Оболочка многослойная, на ней может откладываться известь. Размножение бесполое с помощью двухжгутиковых зооспор, при этом все содержимое пузыря распадается на одноядерные фрагменты. Высвобождение зооспор происходит через отверстие на вершине пузыря или через разрыв оболочки. При недостатке влаги *Botrydium* размножается с помощью апланоспор или формирует толстостенные цисты. Русский ботаник В. В. Миллер, подробно изучивший рост *Botrydium* в культуре, описал различные способы формирования цист. В одних случаях все содержимое пузыря идет на образование одной крупной цисты. В других случаях цисты формируются в ризоидах, куда вначале переходит содержимое пузыря (рис. 273). Цисты прорастают или непосредственно в новый таллом, или образуют зооспоры. Половой

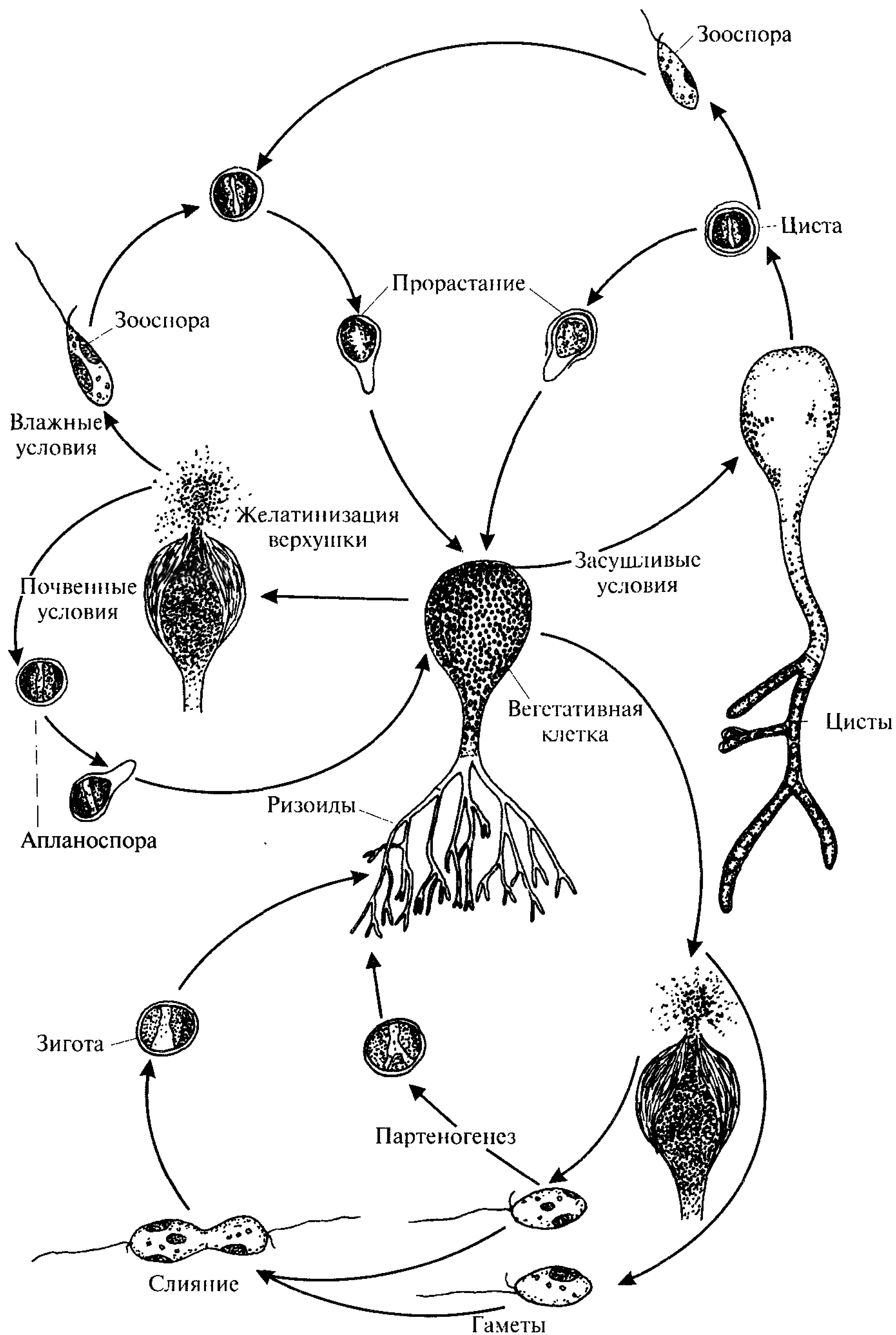


Рис. 273. Жизненный цикл *Botrydium granulatum* (R. E. Lee, 1999)

процесс изогамный или гетерогамный. Специальные половые органы, как у *Vaucheria*, не образуются.

Порядок вошериевые — Vaucheriales

Все представители порядка имеют сифональный таллом, оогамный половой процесс и синзооспоры.

Род вошерия — Vaucheria (рис. 274). Таллом имеет вид ветвящихся нитей зеленого цвета. Водоросль часто образует большие скопления в пресных и морских водах, а также на почве. Ее таллом достигает в длину нескольких сантиметров, прикрепляется к субстрату с помощью бесцветного ризоида (рис. 274, *А*). В нитях отсутствуют перегородки, большая часть талома занята вакуолью, а по периферии в цитоплазме расположены многочисленные ядра и пластиды. Перегородки образуются при повреждении таллома и для отделения органов размножения. Долгое время из-за зеленого цвета нитей водоросль относили к отделу хлорофита, но изучение пигментного состава, запасных продуктов, а также данные молекулярной биологии показали, что она связана с другими трибофициевыми, но рано дивергировала от общего ствола трибофициевых.

Митоз у ряда видов *Vaucheria* наблюдал Л. И. Курсанов еще в 1911 г. Ученый показал волну делений на протяжении нити водоросли. Размножается водоросль вегетативным, бесполым (синзооспорами и апланоспорами) и половым (оогамный половой процесс) путем. Синзооспоры формируются по одной в зооспорангии, который отделяется перегородкой на конце нити (рис. 274, *Б*). Зооспоры многоядерные и многожгутиковые. Напротив каждого ядра форми-

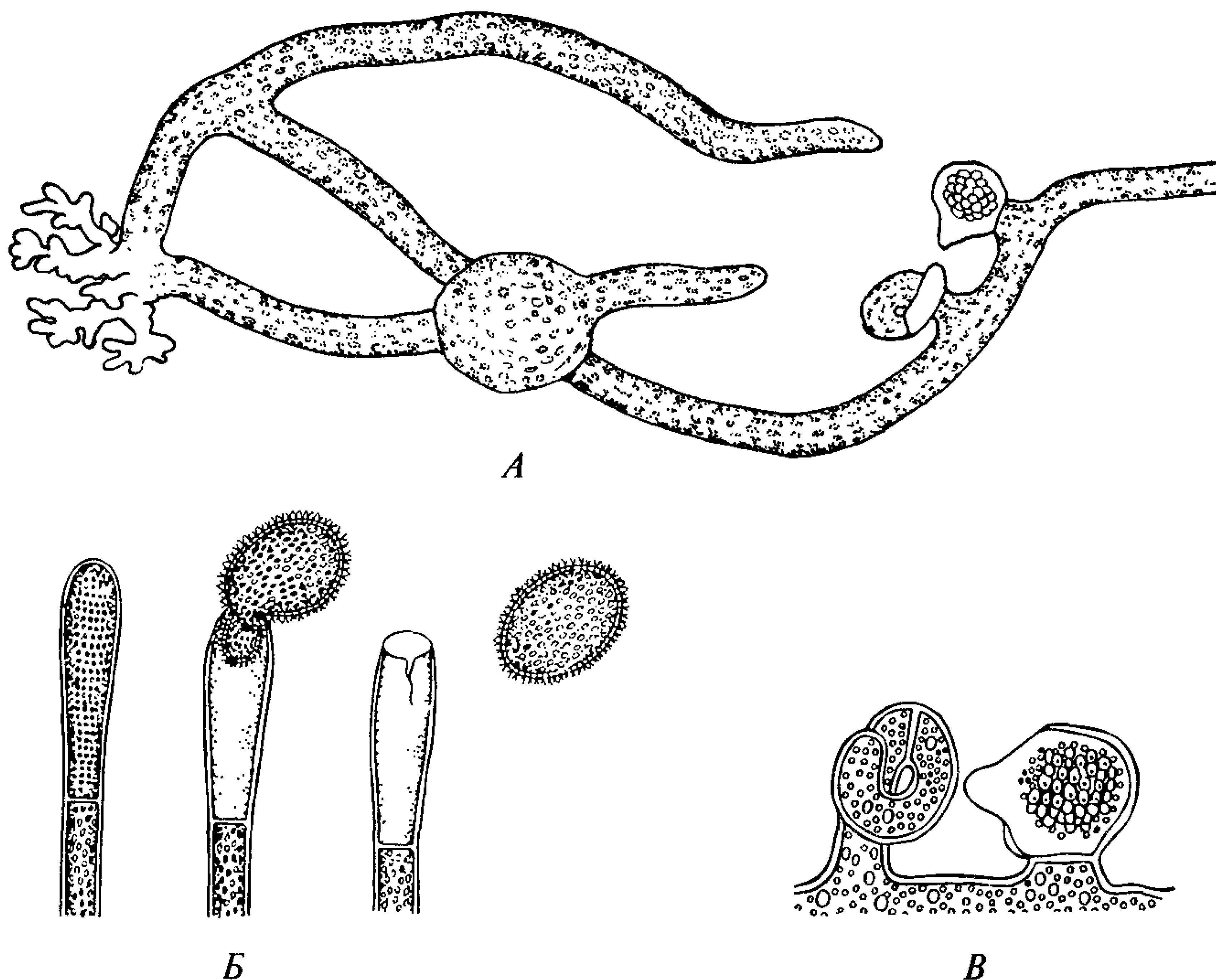


Рис. 274. *Vaucheria*:
А — нить с оогонием и антеридием; *Б* — зооспорангий с выходящей из него синзооспорой; *В* — антеридий (слева) и оогоний

руется пара жгутиков практически равных по длине. Оба жгутика гладкие. В зооспорах, а также в сперматозоидах отсутствует глазок. Освобождение зооспоры происходит через ослизнение стенки спорангия. Проплавав в воде 15—50 мин, она оседает на дно, втягивает жгутики, одевается оболочкой и прорастает в новый таллом.

При оогамном половом процессе в антеридиях (рис. 274, *В*), которые имеют форму трубки, закрученной в виде рога, формируются многочисленные бесцветные сперматозоиды. Они напоминают некоторые жгутиковые стадии бурых водорослей, но не типичны для большинства охрофитовых. У сперматозоида два неравных жгутика, прикрепленных сбоку; передний, короткий, несет мастигонемы, задний жгутик длинный и гладкий. В передней части имеется вырост, напоминающий хоботок сперматозоида *Fucus*. В более или менее шаровидном оогонии образуется единственная одноядерная яйцеклетка (рис. 274, *В*). Сперматозоид проникает в оогоний через пору в оболочке. Диплоидная зигота покрывается толстой многослойной оболочкой и после периода покоя прорастает в новый таллом. Место редукционного деления в жизненном цикле *Vaucheria*, как полагают, связано с образованием гамет, таким образом, ее жизненный цикл — диплобионтный. Имеются, однако, и противоречивые данные о мейозе у нее при прорастании зиготы.

Класс рафидофициевые водоросли (хлоромонады) — Raphidophyceae (Chloromonadophyceae)

Класс назван по типовому роду *Raphidomonas* (от греч. *raphid* — игла). Широко распространенное название этой группы «хлоромонады» употреблять не следует, так как оно не соответствует правилам номенклатуры в связи с тем, что род *Chloromonas* относится к отделу зеленые водоросли.

Общая характеристика

1. Одноклеточные монадные представители дорсовентрального строения.
2. Длинный жгутик направлен вперед и покрыт двумя рядами трехчастных мастигонем; короткий жгутик гладкий, направлен назад (рис. 275). Жгутики выходят из впячивания (глотки) на брюшной стороне тела. В переходной зоне отсутствует переходная спираль, имеется только одна переходная пластинка. На гладком жгутике отсутствует базальное вздутие.
3. Хлоропласты имеют характерные особенности охрофитовых, но наружная мембрана ХЭС не переходит в наружную мембрану ядра (рис. 275), опоясывающая ламелла присутствует не у всех представителей класса. Хлоропласты морских форм с пиреноидом.
4. Пигменты — хлорофиллы *а* и обычно хлорофиллы c_1 и c_2; у морских представителей присутствует фукоксантин, у пресноводных — вошериаксантин.
5. Глазок отсутствует.
6. Митохондрии с трубчатыми кристами.
7. Запасной продукт — липиды.
8. Митоз полузакрытый.
9. Цитокинез происходит за счет впячивания мембраны от периферии клетки к центру.

10. Размножение вегетативное.

11. Клетки голые, клеточная стенка отсутствует.

12. Имеются трихоцисты и мукоцисты (рис. 275).

13. Встречаются в морских и пресных водах.

Рафидофициевые — небольшая группа более или менее метаболичных одноклеточных жгутиконосцев. Форма клеток разнообразна: грушевидная, обратногрушевидная, эллипсоидная, бобовидная и др. На переднем конце клетки расположено углубление — воронка (глотка), из которого выходят 2 жгутика. Один жгутик направлен вперед, другой, рулевой, тянется сзади, прилегая к продольной бороздке. У большинства представителей жгутики прикрепляются апикально, но у некоторых почти латерально.

Клеточный покров. Представлен клеточный покров только плазмалеммой, под которой у ряда представителей находятся *трихоцисты* (или *экструсомы*) (рис. 275), выбрасывающие при раздражении длинные слизистые нити. Трихоцисты окружены мембраной и формируются в диктиосомах. Помимо трихоцист клетки содержат *мукоцисты*, образующие экстрацеллюлярную слизь.

Жгутики. Передний жгутик несет два ряда трехчастных мастигонем (рис. 275). Для корешковой системы характерно наличие сложного ветвящегося корешка, соединяющего базальные тела с ядром, — ризопласта (ризостиль), который состоит из одного микротрубочкового и двух фибриллярных корешков. Микротрубочковый корешок, достигнув ядра, образует самостоятельную ветвь, проходя вдоль ядра. Фибриллярные корешки (один из них поперечноисчерченный) заканчиваются на передней поверхности ядра. Кроме того, имеются микротрубочковые корешки, выстилающие плазмалемму. Второй жгутик может быть очень коротким, и иногда отсутствует. Базальные тела типичного строения, лежат под углом 80—90 градусов друг к другу.

Хлоропласты. Хлоропласты мелкие, дисковидные, чаще многочис-

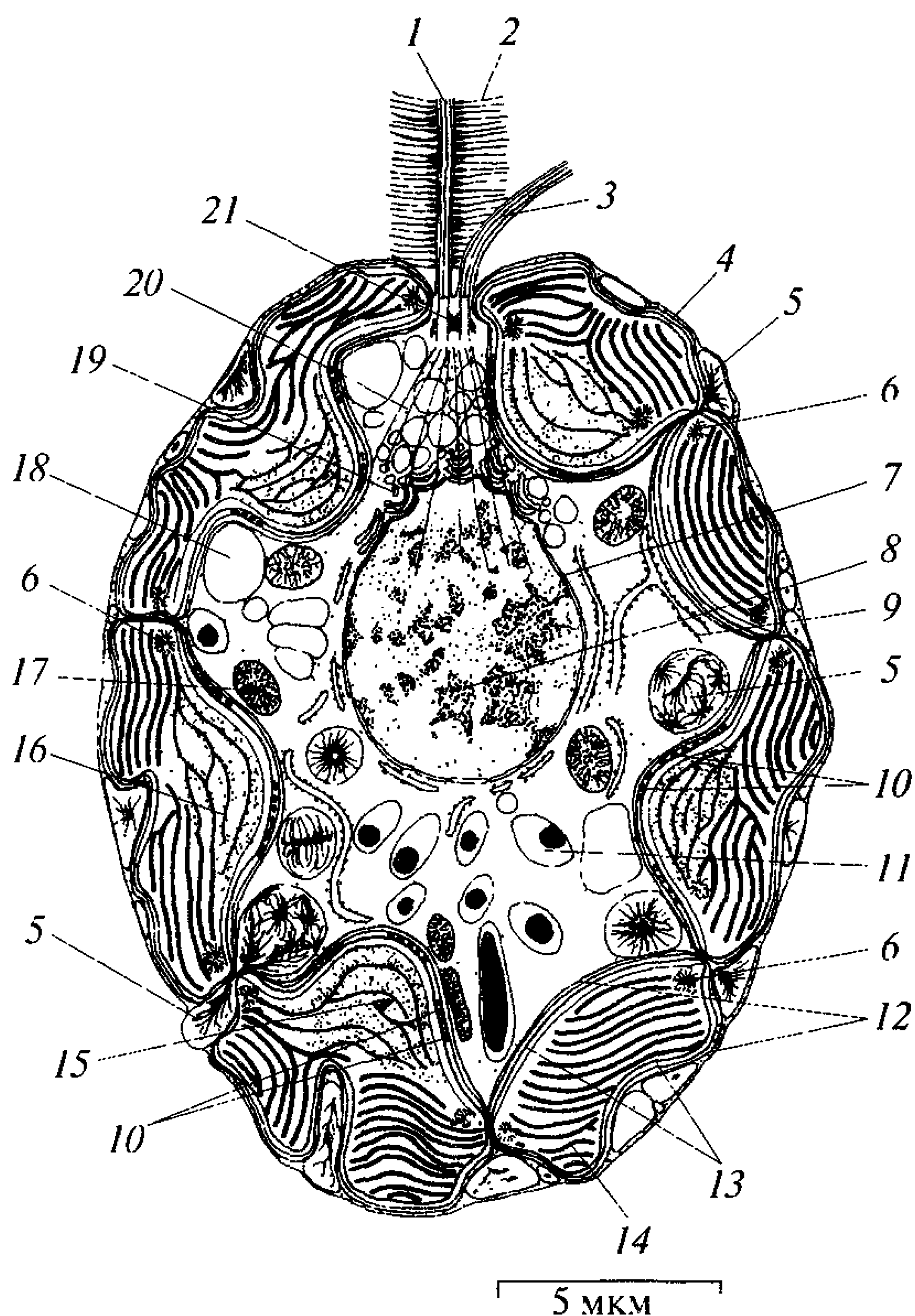


Рис. 275. Строение клетки *Fibrocapsa japonica* (C. Hoek van et al., 1995):

1 — передний жгутик; *2* — мастигонема; *3* — задний жгутик; *4* — плазмалемма; *5* — трихоциста; *6* — хлоропластный нуклеоид, собранный в виде кольца; *7* — оболочка ядра; *8* — ядро; *9* — эндоплазматическая сеть; *10* — перипластидная сеть; *11* — мукоциста; *12* — хлоропластная эндоплазматическая сеть; *13* — оболочка хлоропласта; *14* — трехтилакоидная ламелла; *15* — двухтилакоидная ламелла в пиреноиде; *16* — пиреноид; *17* — митохондрия; *18* — вакуоль; *19* — аппарат Гольджи; *20* — микротрубочки; *21* — базальное тело

ленные (рис. 275), зеленого, желто-зеленого и коричнево-зеленого цветов. У большинства представителей присутствуют оба типа хлорофилла *c*, но у *Fibrocapsa* отсутствует хлорофилл c_2, а у *Haramonas* отсутствует хлорофилл c_1. Пресноводные и морские рафидофициевые отличаются по набору дополнительных пигментов. Морские имеют, помимо β-каротина, виолаксантин и фукоксантин, или его производные (например, фукоксантинол — хороший пигментный маркер для *Fibrocapsa*), их хлоропласты желтовато-коричневатого цвета. В то время как пресноводные представители содержат диадиноксантин (на его долю приходится более половины всех каротиноидов), диноксантин, β-каротин, гетероксантин, неоксантин, вошериаксантин (или его производные), их хлоропласты зеленоватого цвета. Пиреноиды присутствуют только у морских представителей. В них могут заходить тилакоиды. Хотя глазок и базальное вздутие у рафидофициевых отсутствуют, их клетки обладают положительным фототаксисом.

Питание. Многие рафидофициевые способны к миксотрофному питанию: осмотрофному или голозойному. Голозойные формы питаются различными микроорганизмами, иногда одноклеточными водорослями, вокруг которых образуют временные пищеварительные вакуоли.

В качестве *запасного продукта* и у морских, и у пресноводных представителей имеются капли масла.

Другие структуры. *Сократительные вакуоли* хорошо развиты у всех пресноводных форм. Они изливают свое содержимое в треугольную глотку, а затем наружу. *Митохондрии* многочисленные, мелкие с трубчатыми кристами. *Аппарат Гольджи* имеет форму шапочки, прикрывающей апикальную часть ядра. Он состоит из ряда диктиосом (см. рис. 275).

Ядро крупное, расположено в центре клетки, с одним или несколькими ядрышками, не сохраняющимися при митозе. Ядерная мембрана при митозе сохраняется. Центрами формирования микротрубочек служат базальные тела жгутиков. Микротрубочки проходят в ядро через полярные отверстия в ядерной мембране. Метафазная пластинка хорошо выражена. Хромосомы с кинетохорами. Число хромосом может быть большим, например у *Vacuolaria virescens* — 97 ± 2.

Размножение. *Вегетативное* размножение у рафидофициевых происходит в подвижном состоянии за счет образования продольной борозды деления клетки. В цикле развития некоторые представители могут формировать неподвижное пальмеллоидное состояние, известны и цисты со слизистой оберткой.

Жизненные циклы у этой группы водорослей изучены плохо. В жизненном цикле *Chattonella antiqua* имеются подвижные вегетативные стадии и неподвижные покоящиеся цисты (рис. 276). При нормальных условиях для роста вегетативные диплоидные клетки размножаются простым делением пополам. При истощении питательных веществ в среде у них происходит мейоз, и мелкие гаплоидные клетки при низкой освещенности превращаются в цисты, которые в течение нескольких месяцев находятся в состоянии покоя (обычно от конца лета до следующей весны). Цисты играют важную роль в инициации летних «красных приливов». Для прорастания цист оптимальна температура 20—25 °С. При прорастании цист выходят гаплоидные подвижные клетки, которые затем становятся диплоидными, но каким образом происходит диплоидизация, неизвестно.

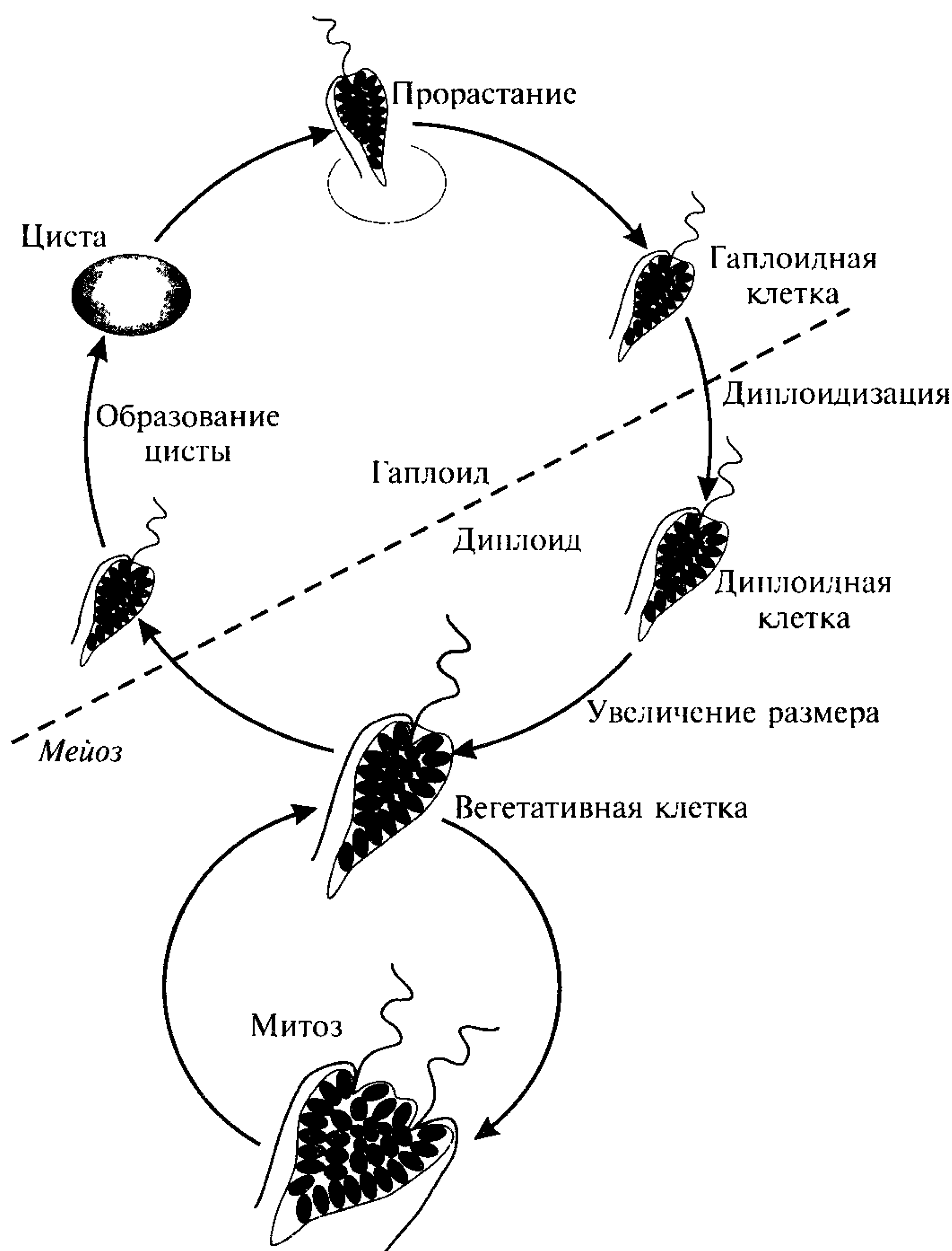


Рис. 276. Жизненный цикл *Chattonella antiqua* (R. E. Lee, 1999)

Экология и значение. Рафидофициевые широко представлены в планктоне пресных водоемов преимущественно с кислым pH, особенно в сфагновых болотах, реже в крупных озерах. В пресных водоемах локальные «цветения» может формировать *Gonyostomum*. Рафидофициевые встречаются также в опресненных морских бухтах и лужах на берегу моря, а также в открытом море, где могут формировать локальные «цветения», часто приводя к развитию «красных приливов», с которыми связывают гибель рыб. Причиной таких «красных приливов» могут быть виды *Ch. antiqua* и *Ch. marina*, *Olisthodiscus*, *Heterosigma akashiwo*, *H. carterae* и *Fibrocapsa japonica*.

H. carterae при благоприятных условиях солености и температуры воды совершает летом вертикальные миграции на глубине от 10 до 15 м, перемещаясь между стратиграфическими слоями. Такая миграция позволяет ей использовать питательные вещества в низких слоях, а свет и кислород — в верхних, что приводит к массовому развитию вида. Вертикальные миграции коррелируют с образованием и разрушением жировых включений в цитоплазме ее клеток.

Филогения. Очень долго эту группу водорослей из-за зеленой окраски, наличия глотки и ряда других особенностей рассматривали как класс (хлоромонады) среди эвгленовых водорослей. Но данные цитологии, биохимии, физиологии, а также молекулярной биологии показали их несомненную принадлежность к отделу охрофитовые. Несмотря на разницу в строении фотосинтетического аппарата, анализ последовательности генов SSU rDNA и *rbc*L показал монофилетичность группы рафидофициевых.

Существуют две противоположные точки зрения на положение рафидофициевых внутри группы охрофитовых. Одни авторы полагают, что они стоят ближе к трибофициевым и фукофициевым (бурым) водорослям, нежели к диатомовым и золотистым. Другие считают, что рафидофициевые могут быть наиболее рано отделившейся группой среди охрофитовых и более тесно связаны с золотистыми, синуровыми и эвстигматофициевыми водорослями.

Разнообразие и систематика. Известно около 10 родов и 20 видов, относимых к единственному **порядку рафидомонадовые — Raphidomonadales**.

Род гетеросигма — Heterosigma (рис. 277, *А*) — морские флагеллаты, клетки 11—20×9—12 мкм овальной формы со жгутиками, сдвинутыми на боковую сторону, пластиды расположены по периферии клетки. Трихоцисты отсутствуют. Плавают, совершая вращающие движения вокруг продольной оси тела. Вызывают токсичное «цветение воды», например, у побережья Канады во время летнего «цветения» концентрация клеток достигает 30 млн на 1 л.

Род гониостомум — Gonyostomum (рис. 277, *Б*) — подвижные дорсовентрально сжатые монады длиной 40—90 мкм. Спинная сторона выгнутая, брюш-

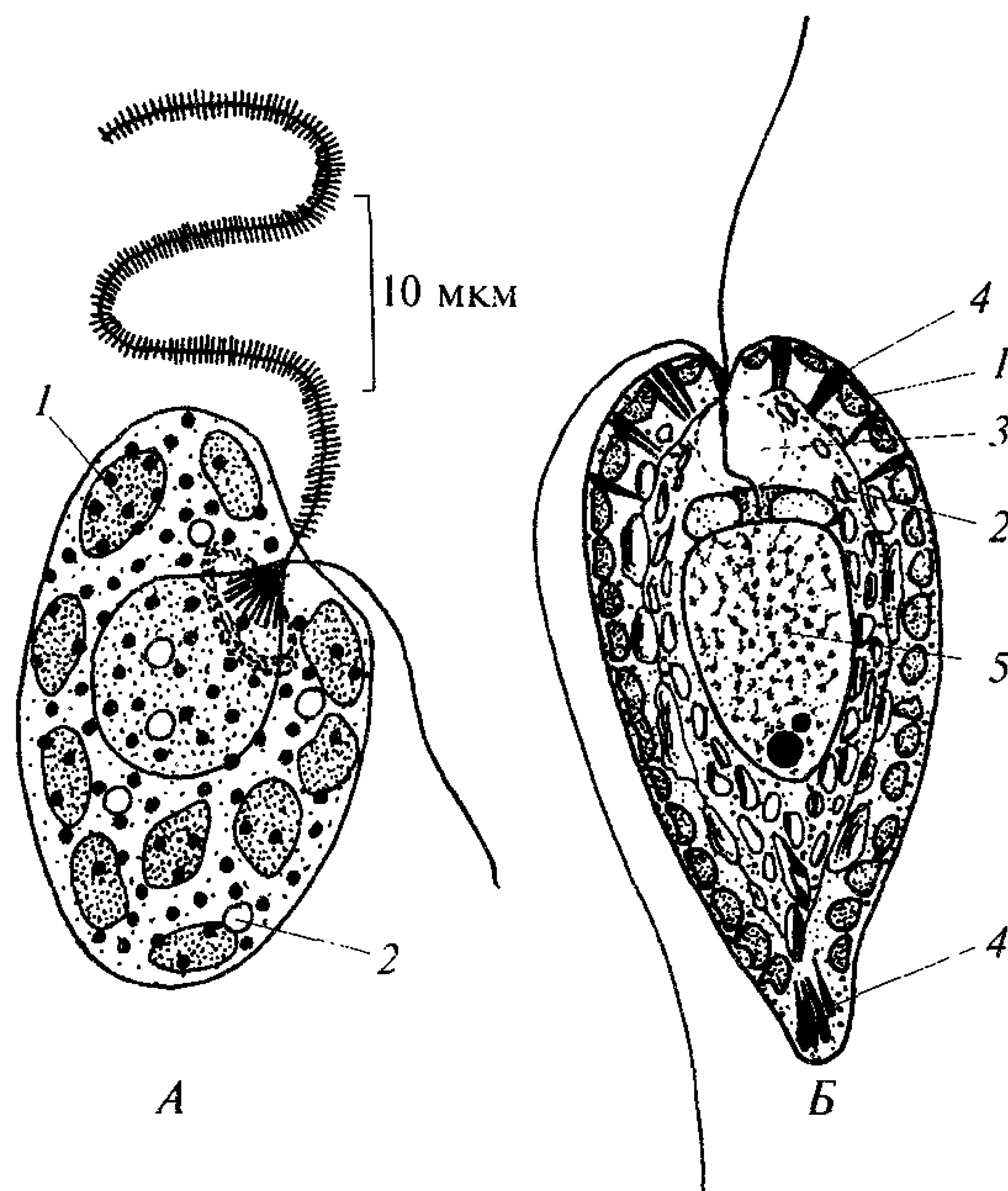


Рис. 277. Рафидомонадовые (R. E. Lee, 1999):

А — *Heterosigma*; *Б* — *Gonyostomum*; *1* — хлоропласт; *2* — мукоциста; *3* — сократительная вакуоль; *4* — трихоциста; *5* — ядро

ная — уплощенная. Борозда на переднем конце ведет в треугольную глотку, из которой выходят два длинных жгутика; их длина сравнима с длиной клетки. Пластиды расположены по периферии клетки. Под плазмалеммой находятся трихоцисты. Обитает в пресных водах с кислотным значением pH. Для роста в культуре необходимы тиамин, биотин и витамин B_{12}.

Класс фукофициевые (бурые) водоросли — Fucophyceae (Phaeophyceae)

Традиционно класс назывался «бурые водоросли», что отражало окраску их таллома (от греч. *phaios* — смуглый). Другое название класса происходит от типового рода *Fucus* (пер. с лат. — морская трава, водоросль).

Общая характеристика

1. Многоклеточные представители с разнонитчатым, псевдопаренхиматозным и паренхиматозным талломом, обычно макроскопические.

2. Жгутиковые стадии (зооспоры и гаметы) несут 2 латеральных жгутика. Передний длинный жгутик с двумя рядами трехчастных мастигонем, задний — короткий, гладкий, с базальным вздутием. Оба жгутика заканчиваются акронемой. В переходной зоне отсутствует переходная спираль.

3. Хлоропласты имеют типичные особенности для охрофитовых (см. рис. 24, *Г*, т. 1; рис. 278).

4. Пигменты — хлорофиллы *a*, c_1 и c_2 — маскируются дополнительными каротиноидами, из которых преобладает фукоксантин.

5. Пиреноид выступающий, ламеллы в него не заходят (рис. 278).

6. Глазок у жгутиковых стадий расположен в пластиде и ориентирован на базальное вздутие жгутика (рис. 278).

7. Запасные продукты — ламинарин, откладывающийся вне хлоропласта, шестиатомный спирт маннит и липиды.

8. Митохондрии с трубчатыми кристами (см. рис. 22, *Б*; т. 1).

9. Клеточная стенка состоит из сети целлюлозных микрофибрилл, укрепленных альгинатом кальция, формирующих структурную фракцию клеточной стенки, и аморфного матрикса, состоящего из фукоиданов и растворимых альгинатов.

10. Митоз полузакрытый, с центриолями (см. рис. 279).

11. Размножение вегетативное, бесполое и половое. Гаметы формируются в многогнездных гаметангиях, зооспоры — в одногнездых спорангиях.

12. Жизненный цикл диплобионтный, с гаметической редукцией или гапло-диплобионтный со спорической редукцией.

13. Все фототрофы.

14. Подавляющее большинство — морские обитатели.

Таллом. Среди бурых водорослей отсутствуют одноклеточные и колониальные формы, все особи многоклеточные. Встречаются как однолетние, так и многолетние виды, возраст которых может достигать 15—18 лет.

У бурых водорослей талломы могут быть микроскопическими или достигать нескольких десятков метров (например, у *Macrocystis*, *Nereocystis*). Форма талломов самая разнообразная: стелющиеся или вертикально стоящие нити,

корочки, пластинки (простые или рассеченные), мешки, ветвящиеся кустики. Прикрепление талломов осуществляется с помощью ризоидов или подошвы. Для удержания в вертикальном положении у ряда бурых водорослей образуются воздушные пузыри, заполненные газом.

Наиболее сложно устроены талломы ламинариевых и фукусовых. Их слоевища имеют признаки тканевой дифференцировки со специализацией клеток. В их талломе можно различить: кору, состоящую из нескольких слоев интенсивно окрашенных клеток; сердцевину, состоящую из бесцветных клеток, часто собранных в нити. У ламинариевых в сердцевине образуются ситовидные трубки и трубчатые нити. Сердцевина выполняет не только транспортную функцию, но и механическую, так как в ней находятся нити с толстыми продольными стенками. Между корой и сердцевиной у многих бурых водорослей может находиться промежуточный слой из крупных бесцветных клеток.

Рост таллома у бурых водорослей чаще всего интеркалярный (вставочный) и апикальный (верхушечный), реже базальный. Интеркалярный рост может быть диффузный или имеется зона роста. У крупных представителей вставочная (интеркалярная) меристема расположена в месте перехода «черешка» в «листовую» пластинку. Крупные водоросли также имеют меристематическую зону на поверхности таллома, так называемую меристодерму (своеобразный аналог камбия высших растений).

Необычный тип меристемы, который встречается только у некоторых бурых водорослей, — трихоталлическая меристема, развитие клеток которой происходит в основании настоящих волосков. Настоящие

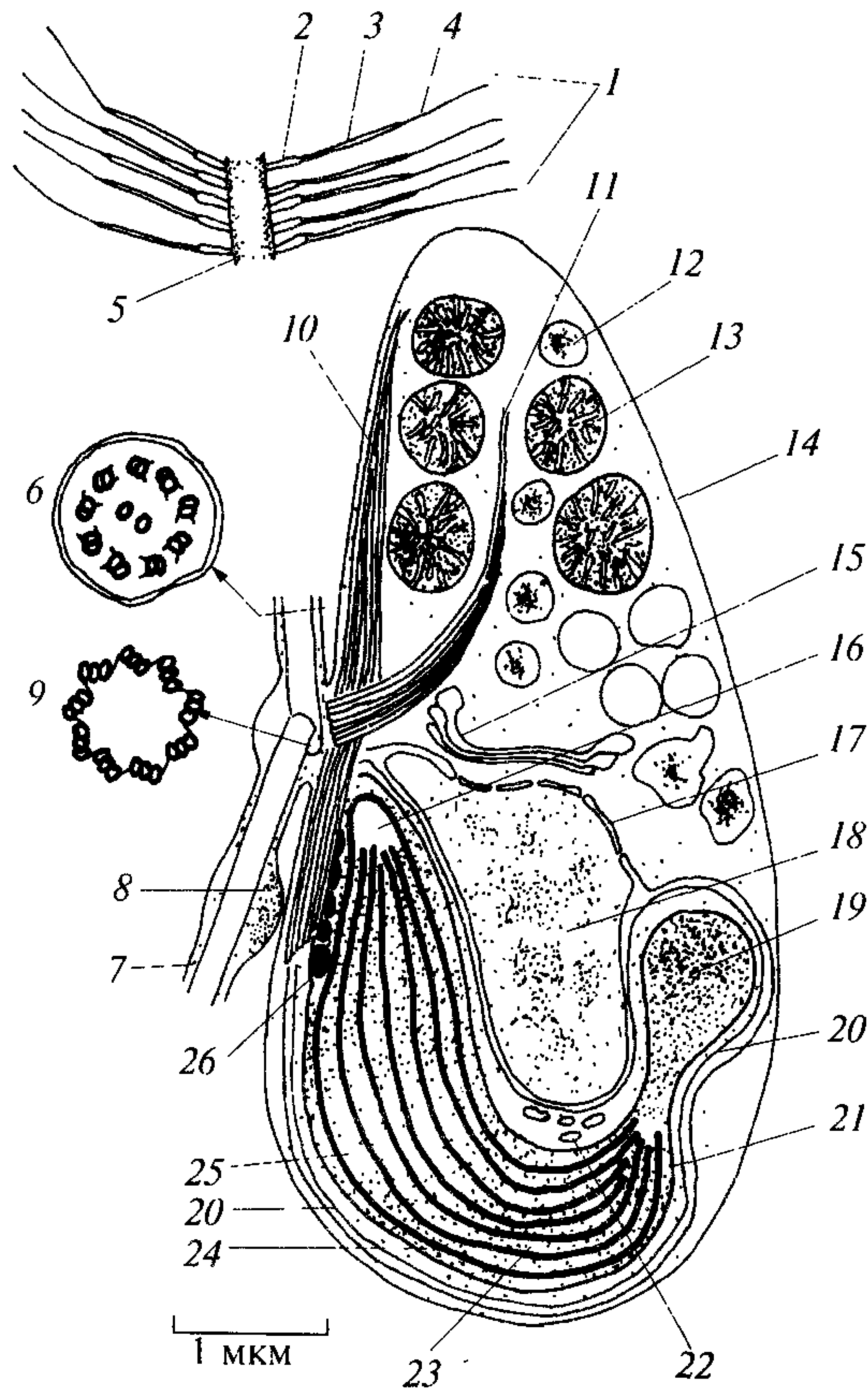


Рис. 278. Продольный срез через зооспору *Scytosiphon* (C. Hoek van den et al., 1995):

1 — мастигонемы; *2* — базальное вздутие; *3* — трубчатая часть; *4* — терминальная нить; *5* — передний перистый жгутик; *6* — поперечный срез через аксонему переднего жгутика; *7* — задний гладкий жгутик; *8* — базальное вздутие жгутика; *9* — поперечный срез через базальное тело заднего жгутика; *10* — двухчастный микротрубочковый корешок; *11* — главный передний микротрубочковый корешок; *12* — везикула; *13* — митохондрия; *14* — плазмалемма; 15 — аппарат Гольджи; *16* — кольцевой хлоропластный нуклеоид; *17* — оболочка ядра; *18* — ядро; *19* — пиреноид; *20* — хлоропластная эндоплазматическая сеть; *21* — оболочка хлоропласта; *22* — перипластидная сеть; *23* — ламелла; *24* — опоясывающая ламелла; *25* — хлоропласт; *26* — глазок

волоски размещаются на поверхности меристодермы рассеянно или пучками и часто погружены своим основанием в особые углубления — криптостомы.

Жгутики. Жгутиковые стадии в жизненном цикле бурых водорослей представлены только гаметами и зооспорами. Два неравных жгутика прикреплены сбоку (рис. 278) (сперматозоиды *Dictyota* имеют только один жгутик). Обычно длинный перистый жгутик направлен у бурых водорослей вперед, а гладкий — вбок и назад, но у сперматозоидов ламинариевых, спорохналиевых и десмарестиевых, наоборот, длинный перистый жгутик направлен назад, а короткий гладкий — вперед. Помимо трехчастных мастигонем на длинном жгутике присутствуют чешуйки и шипики; его кончик может быть спирально закручен. В основании гладкого жгутика находится базальное вздутие. У сперматозоидов фукусовых вокруг жгутика имеется своеобразная воронкообразная структура — *хоботок*, поддерживаемая микротрубочками первого корешка.

Базальные тела жгутиков расположены под углом почти 110 градусов и соединены тремя исчерченными лентами. Типичной конфигурацией для бурых водорослей является наличие четырех микротрубочковых корешков (см. рис. 244, 278). Один корешок состоит из 7—5 микротрубочек, направлен к переднему концу клетки, где он загибается и идет назад; другой корешок состоит из 5—4 микротрубочек и направлен в две стороны от базального тела — к переднему и заднему концу клетки; еще два корешка — короткие, состоят каждый из одной микротрубочки. В корешковой системе отсутствует ризопласт. У ряда бурых водорослей строение корешковой системы отличается от описанного.

Покровы. Клеточная стенка бурых водорослей толстая, двух- или трехслойная. Внутренний слой содержит преимущественно волокна из целлюлозы, внешний пектиновый слой содержит альгиновую кислоту, ее натриевую соль, фукоидан и другие сульфатированные полисахариды (см. рис. 17, т. 1).

У бурых водорослей целлюлоза составляет от 1 — 10 % от сухого веса таллома. Она встречается в виде микрофибрилл, синтезируемых терминальными комплексами, расположенными в плазмалемме. Терминальные комплексы бурых водорослей представляют собой линейные ряды плотно уложенных частиц (см. рис. 18, *А*, т. 1). Каждая частица состоит из двух субъединиц. Такой линейный комплекс встречается у трибофициевых, красных и некоторых зеленых водорослей.

Альгиновая кислота (см. рис. 17, т. 1) — это полимер, построенный из двух мономеров *D*-маннуроновой и *L*-гулуроновой кислот, соединенных β-1,4-связями. Пропорции кислот могут варьировать даже в пределах одного вида. При взаимодействии с катионами они образуют соли, причем альгинаты одновалентных металлов, например альгинат натрия, хорошо растворимы в воде, в то время как сама альгиновая кислота и ее кальциевая соль не растворимы. Растворимые альгинаты входят в состав матрикса клеточной стенки, иногда на их долю приходится до 35 % сухого веса таллома.

Фуканы (фукоиданы или аскофилланы) — полимеры *L*-фукозы и сульфатированных сахаров. Их функция до конца не выяснена. Считается, что они играют важную роль в прикреплении зиготы и ее прорастании у фукусовых водорослей.

У некоторых диктиотовых, например у *Padina*, в клеточных стенках откладывается известь в форме арагонита.

Клеточные структуры. В клетках бурых водорослей встречается от одной до многих *пластид*. Чаще хлоропласты мелкие, дисковидные, париетальные. Их форма может быть звездчатой, лентовидной или пластинчатой; форма хлоропластов может меняться с возрастом клетки. Оболочка хлоропласта состоит из четырех мембран; там, где хлоропласт расположен рядом с ядром, наружная мембрана хлоропластной эндоплазматической сети переходит в наружную мембрану ядра (рис. 278). Перипластидное пространство хорошо развито. Ламеллы трехтилакоидные; имеется опоясывающая ламелла; хлоропластная ДНК собрана в кольцо.

В хлоропластах содержатся хлорофиллы *а*, c_1, c_2. Помимо фукоксантина у бурых водорослей присутствуют другие каротиноиды: β-каротин, виолаксантин, зеаксантин, антераксантин, неоксантин, диадиноксантин и диатоксантин.

Хлоропласты вегетативных клеток Ectocarpales имеют один или несколько грушеобразных пиреноидов, в то время как в вегетативных клетках у Ischigeales, Dictyotales, Fucales, Laminariales, Sphacelariales хлоропласты без пиреноидов. Гаметы и зооспоры этих порядков содержат хлоропласты с рудиментарным пиреноидом.

Глазок состоит из 40—80 липидных глобул, собранных в один слой; расположен в хлоропласте и ориентирован на базальное вздутие (рис. 278). У бурых водорослей он выполняет функцию линзы, фокусирующей свет на жгутиковое вздутие, которое и является собственно фоторецептором. Для фототаксиса бурых водорослей более эффективным является свет с длиной волны 420 и 460 нм, что, возможно, связано с флавинподобными субстанциями в базальном вздутии заднего жгутика. В жгутиковых клетках ламинарии и близкородственных родов отсутствует фоторецепторный аппарат; у них нет ни глазка, ни базального вздутия. Глазок отсутствует у сперматозоидов десмарестиевых.

Основной *запасной продукт* — хризоламинарин (β-1,3-связанный глюкан). Он расположен в специальных вакуолях в цитоплазме около пиреноида. Встречаются маннит и липиды (в виде капель масла). Маннит — шестиатомный спирт, который помимо резервной функции выполняет осморегуляторную. Его концентрация внутри клетки зависит от изменения солености воды.

В молодых клетках бурых водорослей содержатся мелкие и многочисленные *вакуоли*, которые с возрастом становятся крупнее за счет слияния. Сократительные вакуоли отсутствуют. В цитоплазме расположены *физоды* — везикулы, содержащие феофициновые таннины (флоротаннины). *Флоротаннины* — полимеры флороглюцина, известны только у бурых водорослей. Функция их, возможно, связана с защитой талломов от выедания животными, например такими; как гастроподы. Они, возможно, ингибируют поселение на поверхности таллома эпифитных водорослей и животных. Предполагают также, что они принимают участие в защите от радиционного повреждения и в аккумуляции тяжелых металлов. Бесцветные флоротаннины на воздухе окисляются с образованием бурого или темного пигмента фикофеина, придающего высушенным бурым водорослям их характерную темную окраску.

Ядро чаще всего одно, но у некоторых представителей и с возрастом клетки изредка бывают многоядерными. Например, в клетках *Durvillea* содержится от 2 до 5 ядер. Ядрышко одно.

Митоз (рис. 279) начинается с удвоения центриолей, которые появляются в интерфазе. Затем в ранней профазе пара центриолей мигрирует к противоположному полюсу (рис. 279, *А*). Они становятся центрами звездчатого образования, состоящего из микротрубочек. Ядрышко исчезает в профазе. Ядерная оболочка остается до анафазы; в ней имеются небольшие открытые зоны около полюсов, через которые проходят микротрубочки веретена. В поздней анафазе полностью исчезает оболочка ядра. В ранней телофазе за счет удлинения межполюсных микротрубочек происходит удаление дочерних ядер друг от друга (рис. 279, *В*). Вскоре веретено деления исчезает, поэтому дочерние ядра двигаются назад навстречу друг другу и лежат в поздней телофазе рядом (рис. 279, *Г*).

Цитокинез у большинства бурых водорослей происходит путем впячивания мембраны. У *Fucus* и *Ascophyllum* в центре клетки при делении формируется пластинка, которая растет от центра к периферии, как у зеленых растений. Плазмодесмы (рис. 279, *Д*) встречаются, вероятно, в поперечных перегородках всех бурых водорослей, даже у тех, у которых перегородка образуется за счет впячивания мембраны. Через плазмодесмы осуществляется связь цитоплазмы соседних клеток.

Размножение. *Вегетативное* размножение у ряда бурых водорослей может осуществляться участками таллома, у видов рода *Sphacelaria* — выводковыми веточками; у *Fucus* на подошве имеется группа клеток, способных к дифференцировке в новый таллом.

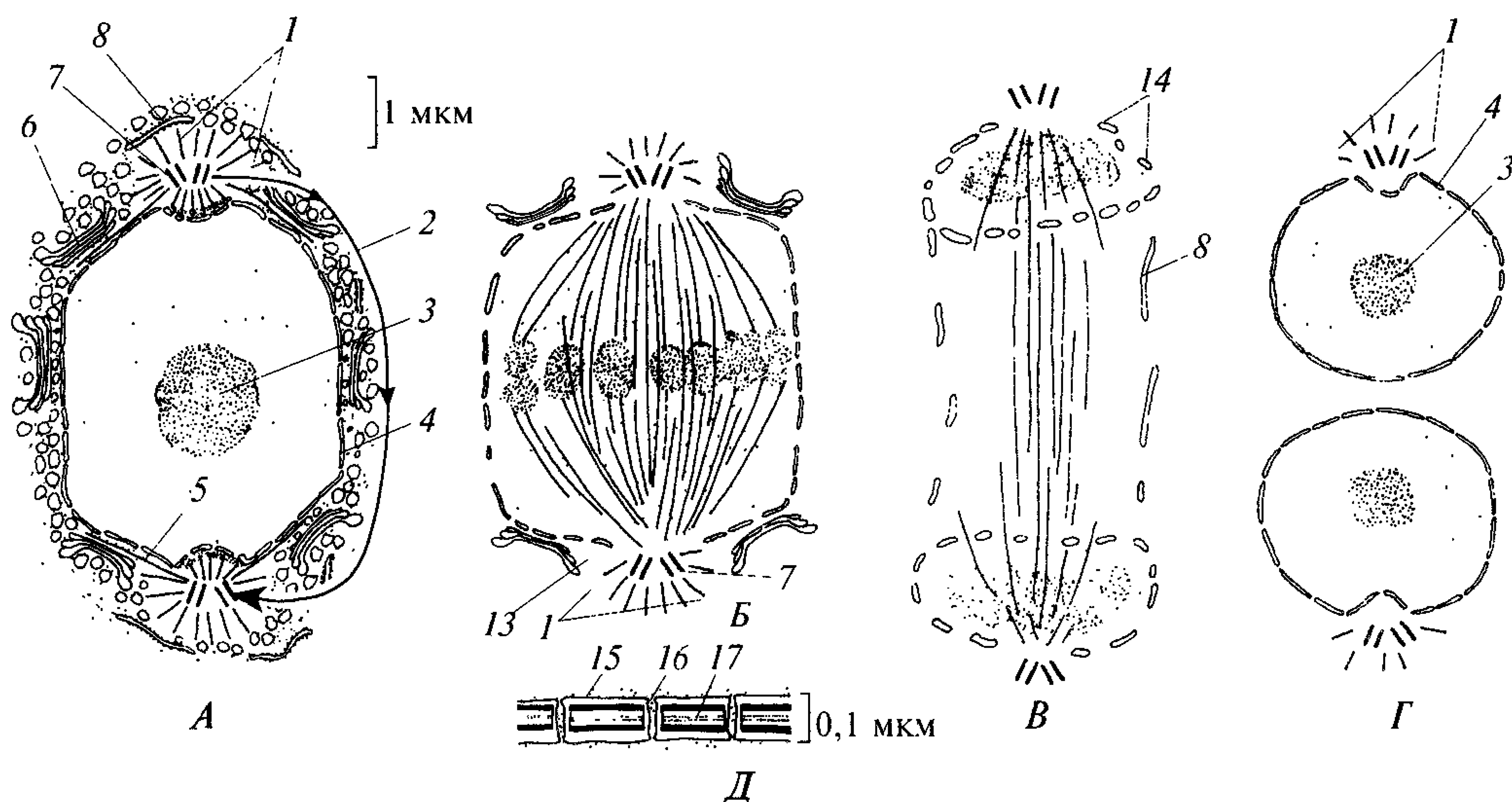


Рис. 279. Схема митоза у бурых водорослей (C. Hoek van den et al., 1995):

А — профаза; *Б* — метафаза; *В* — ранняя телофаза; *Г* — поздняя телофаза; *Д* — поперечная перегородка с характерными плазмодесмами: *1* — звезда из микротрубочек, расходящихся от пары центриолей на каждом полюсе веретена; *2* — движение дочерней пары центриолей вокруг ядра к другому полюсу веретена; *3* — ядрышко; *4* — оболочка ядра; *5* — микротрубочка; *6* — аппарат Гольджи; *7* — центриоль; *8* — эндоплазматическая сеть; *9* — хромосомная микротрубочка; *10* — дезинтегрирование ядерной оболочки; *11* — хромосома; *12* — межполюсная микротрубочка; *13* — полярные отверстия; *14* — оболочка дочерних ядер, образованная вокруг телофазных ядер; *15* — плазмалемма; *16* — плазмодесма; *17* — клеточная стенка

Бесполое размножение происходит с помощью зооспор, у некоторых — неподвижными тетра- и моноспорами. Споры бесполого размножения формируются в результате мейоза и последующих митозов в одногнездных спорангиях.

Половой процесс изо-, гетеро- и оогамный. Гаметы образуются в многогнездных гаметангиях. В каждом гнезде (клетке) такого гаметангия формируется по одной гамете.

Для бурых водорослей известны половые феромоны, исследование которых активно проводится с 80-х годов прошлого века. *Половые феромоны* — это

Таблица 8

Химическая структура и распространение феромонов у бурых водорослей
(Н. П. Горбунова, 1991; I. Maier, D. G. Müller, 1986; C. Hoek van den et al., 1995; R. E. Lee, 1999)

Структура	Название	Таксон
	Эктокарпен (эктокарпин, сиренин)	*Ectocarpus siliculosus, E. fasciculatus, Sphacelaria rigidula, Adenocystis utricularis, Desmarestia aculeata, Laminara, Macrocystis*
	Десмарестен	*Desmarestia aculeata, D. viridis, Cladostephus* (1 вид), *Laminaria, Macrocystis*
	Диктиоптерен (диктиотен)	*Dictyota dichotoma*
	Ламоксирен	Laminariaceae, Alariaceae, Lessoniaceae (29 видов)
	Мультифиден	*Cutleria multifida, Chorda tomentosa, Sphacelaria*
	Виридиен	*Syringoderma phinneyi, Desmarestia aculeata*
	Фукосерратен	*Fucus serratus, F. vesiculosus, F. spiralis, F. evanescens, Pelvetia wrightii, Sargassum horneri*
	Финаваррен	*Ascophyllum nodosum, Sphaerotrichia divaricata, Dictyosiphon foeniculaceus*
	Цистофорен	*Cystophora siliquosa*
	Гормозирен	*Hormosira banksii, Xiphophora chondrophylla, X. gladiata, Durvillea potatorum, D. antarctica, D. willana, Scytosiphon lomentaria, Colpomenia peregrina*

растворимые вещества, которые координируют активность клеток при половом размножении. Они активны при концентрации 10^{-7} моль/л и на расстоянии до 0,5—1 мм. Феромоны бурых водорослей могут или стимулировать раскрытие антеридиев, или привлекать мужские гаметы к женским. Они также принимают участие в изоляции видов. Известно по крайней мере десять феромонов у бурых водорослей, первым из которых был открыт эктокарпе́н (табл. 8).

Полагают, что феромоны продуцирует большинство (если не все), бурых водорослей, имеющих половое размножение.

Жизненный цикл. У бурых водорослей, имеющих половое размножение, можно выделить два основных типа жизненных циклов. Один — *гапло-диплобионтный* жизненный цикл *со спорической редукцией с изо- или гетероморфной сменой форм развития.* Споры бесполого размножения формируются на диплоидных спорофитах, в одногнездных спорангиях при их формировании происходит мейоз. Гаплоидные зооспоры и тетраспоры прорастают в гаплоидный гаметофит, на котором в многогнездных гаметангиях формируются гаметы. После слияния гамет диплоидная зигота прорастает в диплоидный спорофит.

Другой тип жизненного цикла — *диплобионтный с гаметической редукцией*; редукционное деление происходит при образовании гамет. У бурых водорослей место мейоза доказано цитологически по наличию в пахитене синаптонемального комплекса.

Экология и значение. Бурые водоросли широко распространены во всех морях нашей планеты, наибольшего развития достигая в морях умеренных и приполярных широт. В тропиках массовое развитие бурых водорослей приурочено к зимним месяцам, когда понижается температура воды. В морях умеренных и приполярных широт бурный рост их талломов начинается весной, и наибольшего развития они достигают в летние месяцы. Наиболее густые заросли бурых водорослей формируются в верхней сублиторали до глубины 15 м, хотя встречаются от литоральной зоны и до глубины 40—120—200 м. На такую глубину, например в западной части Средиземного моря, проходит только 0,6 % света по отношению к поверхности воды. Ламинариевые могут формировать гигантские подводные леса, такие, например, как вдоль тихоокеанского побережья Северной Америки. Прикрепляются бурые водоросли к различным субстратам — скалам, камням, гравию, раковинам моллюсков, другим водорослям. Некоторые небольшие бурые водоросли живут внутри тканей других водорослей как эндофиты.

В пресных водах встречаются только 8 видов, относящихся к родам *Heribaudiella*, *Ectocarpus*, *Sphacelaria*, *Pseudobodanella*, *Lithoderma*, *Pleurocladia* и *Porterinema*. Возможно, *H. fluviatilis* — обычный компонент речной флоры, но из-за незнания этой группы часто остается в пробах незамеченным.

Роль бурых водорослей в природе чрезвычайно велика. Это один из основных источников органического вещества в прибрежной зоне, особенно в морях умеренных и приполярных широт; их заросли служат местом питания, укрытия и размножения многих животных.

Бурые водоросли используют в пищу, на корм скоту, как удобрения, для производства альгинатов и маннита. Ежегодный сбор *Laminaria* и близких к ней водорослей достигает 2 млн т сырой массы, более миллиона тонн дает производство ее марикультуры в Китае.

Альгинаты — нетоксичные соединения, обладающие коллоидными свойствами, поэтому они широко используются в пищевой и фармацевтической промышленности. Альгиновая кислота и ее соли способны к 200—300-кратному поглощению воды, образуя гели, для которых характерна высокая кислотоустойчивость. В пищевой промышленности они используются в качестве эмульгаторов, стабилизаторов, желирующих и влагоудерживающих компонентов. Например, сухой порошковый альгинат натрия используют в производстве порошкообразных и брикетированных растворимых продуктов (кофе, чай, сухое молоко, кисели и др.) для их быстрого растворения. Водные растворы альгинатов используют для замораживания мясных и рыбных продуктов. В мире в пищевую промышленность идет порядка 30 % получаемых альгинатов.

В текстильной и целлюлозно-бумажной промышленности альгинаты используют для загущения красок и усиления прочности их связи с основой. Пропитка тканей некоторыми солями альгиновой кислоты придает им водонепроницаемость, кислотоустойчивость и увеличивает механическую прочность. Ряд солей альгиновых кислот используют для получения исскуственного шелка. Во время Второй мировой войны в США и Англии из альгиновой кислоты и ее солей производилось большое количество маскировочной ткани и сетей для жилых и промышленных зданий. Альгинаты применяются в металлургии как компонент формовочной земли, в радиоэлектронике — как связующий агент при изготовлении высококачественных ферритов, а также в горнолобывающей, химической и других отраслях промышленности.

В фармацевтической промышленности альгинаты используются для покрытия таблеток, пилюль, в качестве компонентных основ для различных мазей и паст, как гели-носители лекарственных препаратов. В медицине альгинат кальция используют как кровеостанавливающее средство, как сорбент, способствующий выведению радионуклидов (в том числе стронция).

В Северной Америке для получения альгинатов собирают *Macrocystis* и *Nereocystis*, на европейском побережье используют виды *Laminaria* и *Ascophyllum*. К концу двадцатого столетия ежегодное производство альгинатов в мире достигло 21 500 т: 12 800 т в Европе, 6 700 — в Северной Америке, 1 900 — в Японии и Корее, 100 — в Латинской Америке. В России в 1990 г. было получено всего 32 т пищевого альгината натрия.

Фукоиданы — эффективные антикоагулянты, даже более активные, чем гепарин. Перспективным считается их использование для получения противоопухолевых препаратов и антивирусных соединений. Даже в очень низких концентрациях они могут ингибировать прикрепление вирусов к поверхности клеток. Фукоиданы способны образовывать исключительно прочные и вязкие слизи, что находит применение в получении стабильных эмульсий и суспензий.

Маннит используют как заменитель сахара для больных диабетом. Кроме того, он может быть использован в качестве плазмозаменителя при консервации крови.

Клетки многих бурых водорослей накапливают йод. Его содержание может достигать 0,03—0,3 % от свежей массы водорослей, в то время как его содержание в морской воде достигает только 0,000005 % (0,05 мг на литр воды). До 40-х гг. XX в. бурые водоросли использовали для добычи йода.

Энергетический кризис, который охватил в последние годы многие страны мира, привел к необходимости поиска новых нетрадиционных источников энер-

гии. Так, в США с этой целью изучается возможность разведения водоросли *Macrocystis pyrifera* с последующей переработкой в метан. Подсчитано, что с площади 400 $км^2$, занятой этой водорослью, можно получить 620 млн $м^3$ метана.

В последние годы бурые водоросли привлекают внимание в связи со способностью выделять в атмосферу органические бромиды (бромоформ, дибромохлорометан и дибромометан). Ежегодный выброс водорослями органических бромидов достигает 10^4 т, что сравнимо с образованием этих веществ промышленностью. Существует мнение о связи выделения органических бромидов с разрушением озона в атмосфере Арктики.

Филогения. Ископаемые находки, которые могут иметь отношение к бурым водорослям, датируются поздним ордовиком (около 450 млн лет) и известны как *Winnipegia* и *Tallocystis* из среднего силура (425 млн лет). Но эти находки нельзя точно привязать только к бурым водорослям, так как они схожи и с некоторыми современными зелеными и красными водорослями. Ископаемые находки, которые точно можно связать с современными бурыми водорослями, относятся к миоцену (5—25 млн лет). Это *Zonarites* и *Limnophycus*, напоминающие современную *Dictyota* и др. Молекулярные методы определяют возраст бурых водорослей как 155—200 млн лет.

Бурые — монофилетичная группа, но связи внутри нее до конца не понятны. К настоящему времени данные по анализу нуклеотидных последовательностей ряда генов из-за своей малочисленности пока не отражают полную картину в филогении бурых водорослей. Традиционно к наиболее примитивным бурым водорослям относили эктокарпусовые, но анализ последовательностей генов *rbc*L, *psa*A, *psa*B и их комбинации показывает, что они таковыми не являются (рис. 280). В деревьях, полученных в этих исследованиях, эктокарпусовые располагаются на вершине, а в основании — представители порядка Ishigeales, которые рано отделились от общего дерева бурых водорослей.

Не вызывает сомнений отнесение бурых водорослей к охрофитовым. В рамках этого отдела по ряду особенностей их долгое время считали наиболее близкими к золотистым водорослям. В настоящее время эта точка зрения оспаривается. По ультраструктурным, биохимическим особенностям и по сравнению нуклеотидных последовательностей гена 16S рРНК бурые водоросли ближе всего стоят к трибофициевым (желтозеленым). После описания нового класса Schizocladiophyceae в ряде исследований показано, что он является сестринской группой для бурых водорослей.

Разнообразие и классификация. Класс содержит около 265 родов и 1 500—2 000 видов. Тип организации таллома, наличие или отсутствие пиреноида, способ роста, тип полового размножения (изогамия, гетерогамия, оогамия) и жизненного цикла используют для выделения порядков бурых водорослей. В последние годы в связи с использованием данных по сравнению нуклеотидных последовательностей ряда генов активно пересматривается система бурых водорослей. В разных системах выделяют от 7 и более порядков, по-разному понимая объем порядков Ectocarpales и Fucales. В 1999 г. F. Rousseau и B. Reviers была предложена широкая концепция порядка Ectocarpales s.l., включившая в него порядки Chordariales, Dictyosiphonales, Punctariales, Scytosiphonales. В то же время из него исключили Ralfsiales и в 2004 г. Ischigeales (этот порядок был описан для рода *Ischige*, ранее относимого к семейству хордариевые). В один порядок Fucales s.l. предложено объединить порядки Fucales и Durvillaeales. В 1998 г. был описан но-

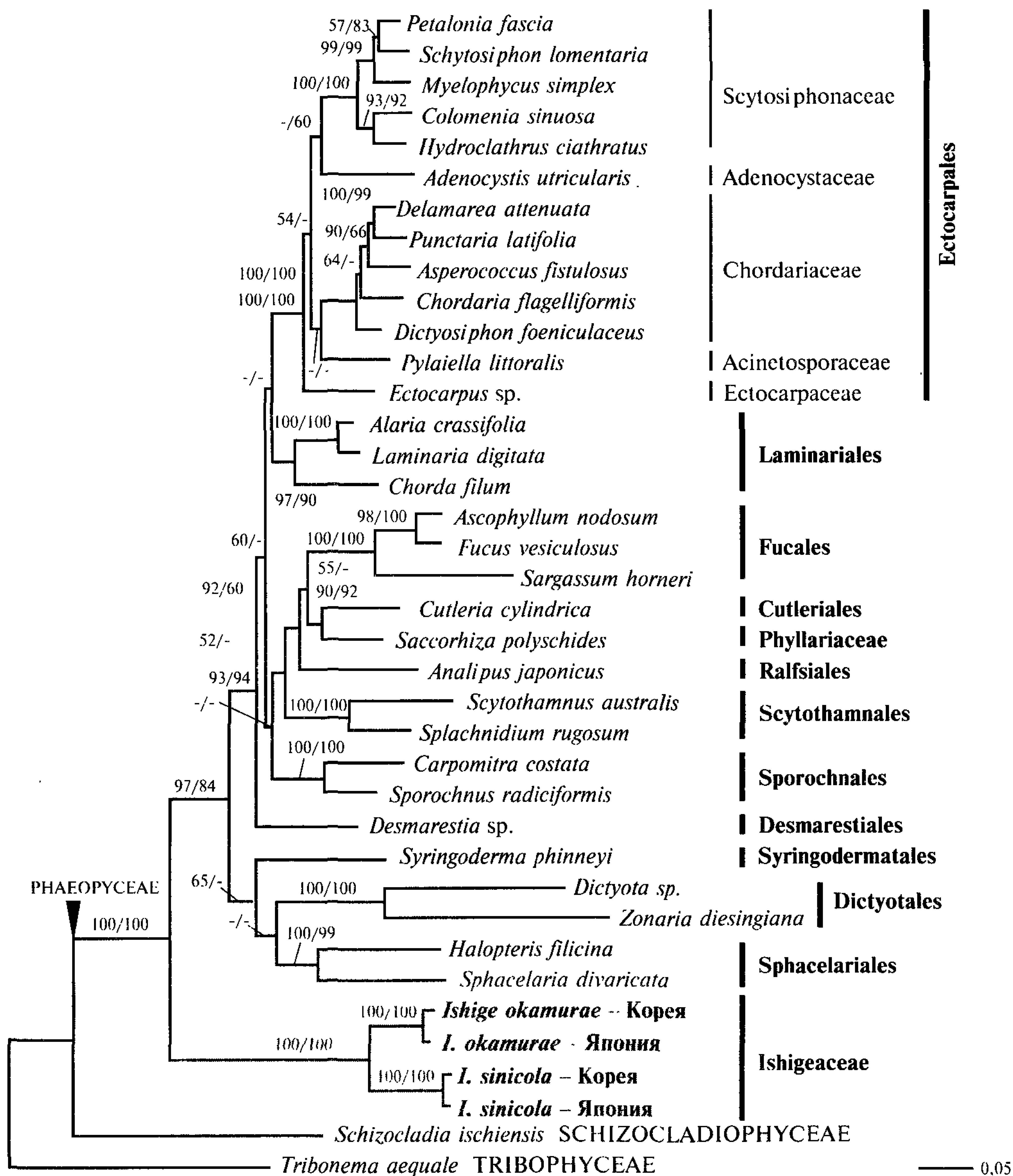


Рис. 280. Комбинированное дерево, построенное для фукофициевых (бурых водорослей) на основании данных последовательности генов *rbc*L, *psa*A, *psa*B (Y. C. Ga et al., 2004)

вый порядок бурых водорослей — Scytothamnales — на основании особенностей пластид (расположенные в центре клетки звездчатые, с пиреноидом) и данных по SSU rDNA. Этот новый порядок включает три рода: *Scytothamnus*, *Splachnidium* (выведен из диктиосифоновых) и *Stereocladon* (выведен из хордариевых).

В данном пособии класс фукофициевых принят по схеме, предложенной S. G. A. Draisma et al. (2003) и Y. C. Ga et al. (2004), включающей 14 порядков: Ascoseirales*, Cutleriales*, Desmarestiales, Dictyotales, Ectocarpales s.l., Fucales s.l., Ischigeales*, Laminariales, Ralfsiales*, Scytothamnales*, Sphacelariales, Sporochnales*,

Syringodermatales*, Tilopteridales* и несколько «таксонов порядкового уровня» (Choristocarpaceae*, Onslowiaceae*, Phyllariaceae*, Asterocladon*, Asteronema*) (порядки, отмеченные звездочкой, в данном пособии не рассматриваются).

Порядок сфацеляриевые — Sphacelariales

Бурые водоросли, относящиеся к этому порядку, имеют ветвящийся многоосевой таллом с апикальным ростом. Апикальная клетка делится поперечной перегородкой и отчленяет первичную клетку-сегмент. Эта клетка делится на два вторичных сегмента, в каждом из которых образуются продольные перегородки, как радиальные, так и тангентальные. В результате такого деления таллом приобретает паренхиматозное строение (рис. 281, *А*). Вегетативные клетки имеют многочисленные хлоропласты без пиреноидов. Феофициевые волоски расположены на ветвях. Жизненный цикл у большинства с изоморфной сменой поколений с изо- или гетерогамным половым процессом. Водоросли образуют небольшие пучки на камнях, других водорослях, есть эндофитные представители. В последние годы с помощью методов молекулярной биологии показана парафилетичность этой группы.

Род сфацелярия — Sphacelaria. Ветвящиеся нити образуют небольшие, 0,5—3 см в высоту, пучки бурого цвета. Вегетативное размножение осуществляется с помощью специализированных, часто трехлучевых выводковых веточек (рис. 281, *Б*). Половой процесс изогамный. Женские гаметы выделяют феромоны эктокарпен и в небольшом количестве мультифиден. Представители этого рода широко распространены в морях как полярных, так и тропических широт.

Род кладостефус — Cladostephus встречается в Черном море, имеет вид бурых ветвящихся кустиков (рис. 282) до 20 см высотой. Ветви покрыты мутовками серповидно-изогнутых коротких веточек.

Порядок диктиотовые — Dictyotales

Для диктиотовых характерны апикальный рост, вегетативные клетки с многочисленными дисковидными хлоропластами без пиреноидов, тканевый таллом, изоморфная смена генераций, оогамный половой процесс, бесполое размножение неподвижными спорами, сперматозоид только с одним жгутиком (перистый, направлен вперед), феофициевые волоски связаны с сорусами (группами) спорангиев. Встречаются в морях тропических и субтропических широт, реже — умеренных.

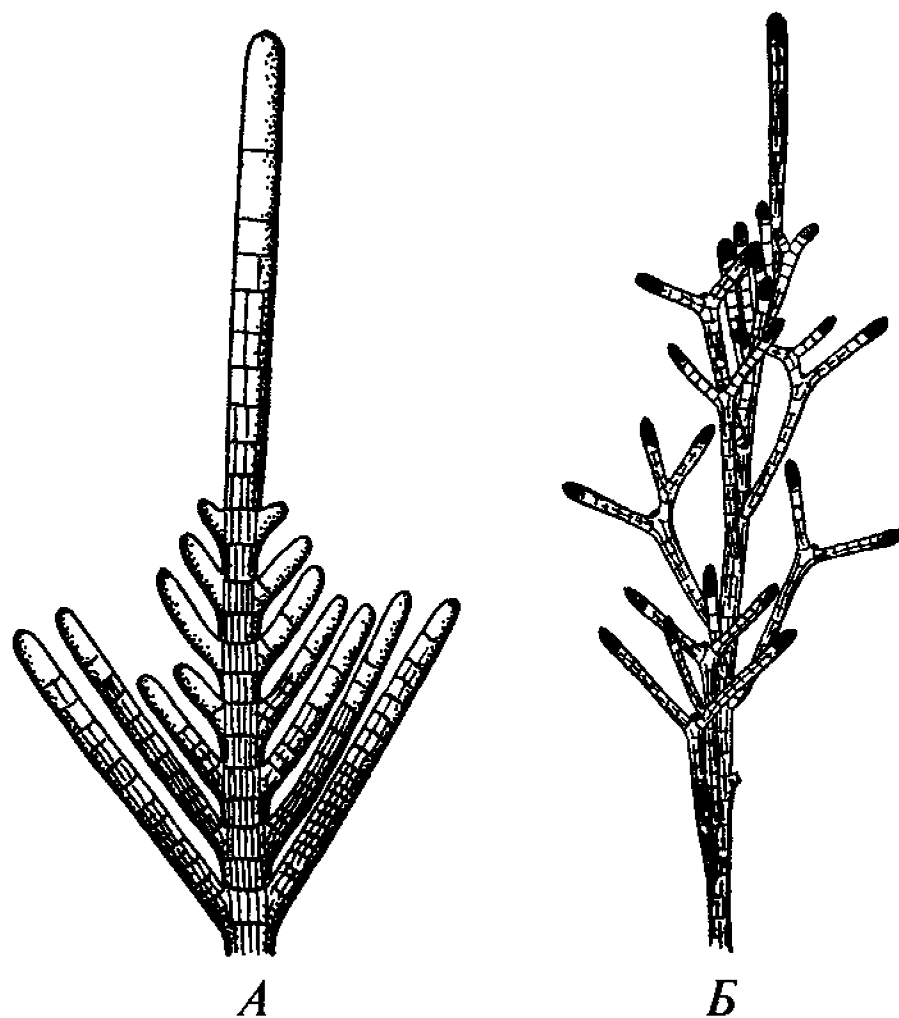


Рис. 281. *Sphacelaria* (Л.Л. Великанов и др., 1991):

А — кончик таллома с верхушечными клетками; *Б* — участок таллома с выводковыми почками

Род диктиота* — *Dictyota (рис. 283) встречается в Черном и Японском морях. Ее слоевище вильчато-разветвленное с плоскими ветвями до 20 см высотой. Таллом состоит из трех слоев клеток: средний слой из крупных, часто бесцветных клеток окружен сверху и снизу слоем мелких клеток с многочисленными хроматофорами. Слои образуются за счет деления одной крупной апикальной клетки, которая делится поперечными перегородками, отчленяя клетки-сегменты. В свою очередь клетки-сегменты делятся двумя продольными перегородками, образуя внутреннюю первичную сердцевину и по одной вертикальной клетке с каждой стороны. Эти три клетки делятся продольными перегородками, перпендикулярными к поверхности таллома, образуя три многоклеточных слоя.

Dictyota способна к дихотомическому ветвлению. Ее апикальная клетка делится вертикальной перегородкой на две дочерние, каждая из которых путем поперечных делений дает начало выступам, развивающимся в ветви.

Dictyota — двудомная водоросль. На мужских гаметофитах формируются антеридии в виде многогнездных спорангиев, продуцирующих одножгутиковые сперматозоиды. Хотя жгутик один, но в клетках сперматозоидов имеется второе базальное тело. На женских гаметофитах группами (сорусами) развиваются оогонии, в каждом из которых формируется по одной яйцеклетке. Для привлечения сперматозоидов яйцеклетки выделяют феромон. После оплодотворения ооспоры сразу прорастают в спорофиты. Неоплодотворенные яйцеклетки могут развиваться партеногенетически, но нормальный таллом образуют редко и вскоре отмирают. На спорофитах развиваются только одногнездные спорангии, в которых образуются четыре неподвижные тетраспоры, две прорастают в мужские гаметофиты и две в женские (рис. 283).

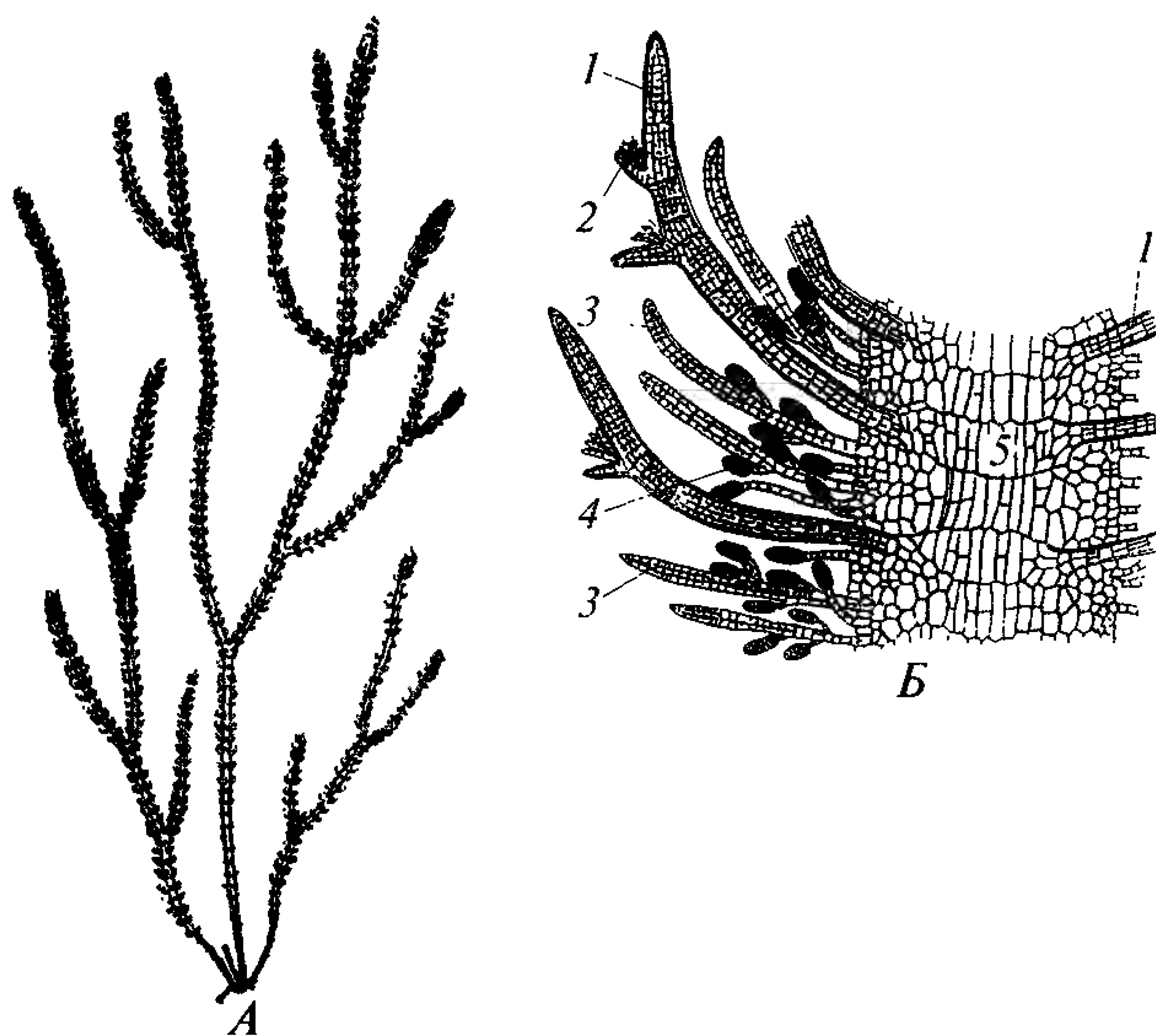


Рис. 282. *Cladostephus verticillatus* (F. E. Fritsch, 1935):

А – внешний вид таллома; *Б* — продольный разрез таллома с репродуктивными ветвями: *1* — боковая ветвь; *2* — волоски; *3* — фертильная ветвь; *4* — многогнездный спорангий; *5* — сердцевина

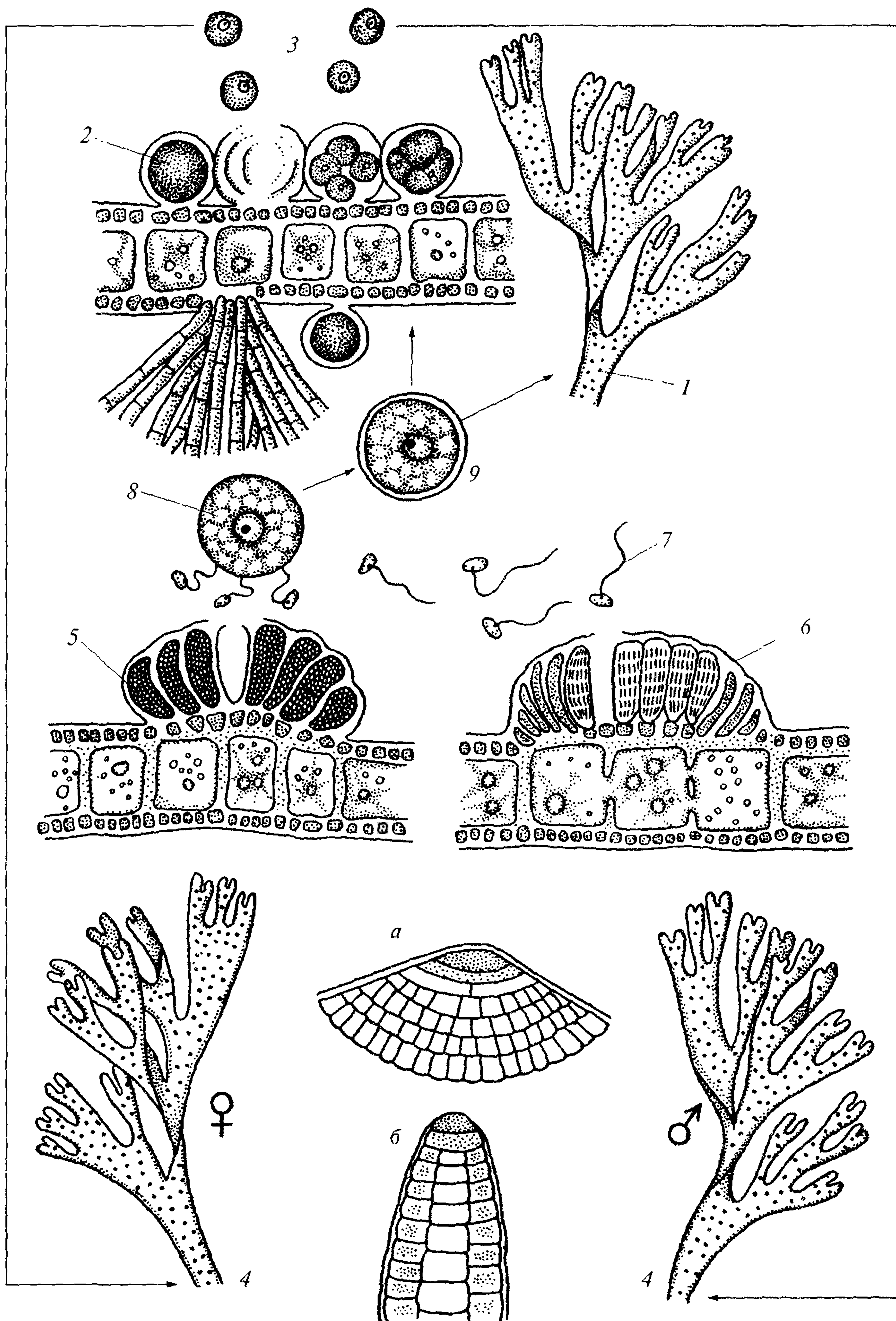


Рис. 283. *Dictyota*. Цикл развития (Л. Л. Великанов и др., 1991).

На спорофите (*1*) развиваются одногнездные спорангии — тетраспорангии (*2*), в которых после редукционного деления образуются тетраспоры (*3*). Они прорастают в гаплоидные гаметофиты (*4*) — женские, образующие сорусы оогониев (*5*), и мужские с сорусами антеридиев (*6*). Одножгутиковые сперматозоиды (*7*) оплодотворяют яйцеклетки (*8*), зигота (*9*) вырастает в диплоидный спорофит (*1*). Рост спорофита и гаметофита строго верхушечный: *а* — верхушка таллома в плане, *б* — в продольном разрезе

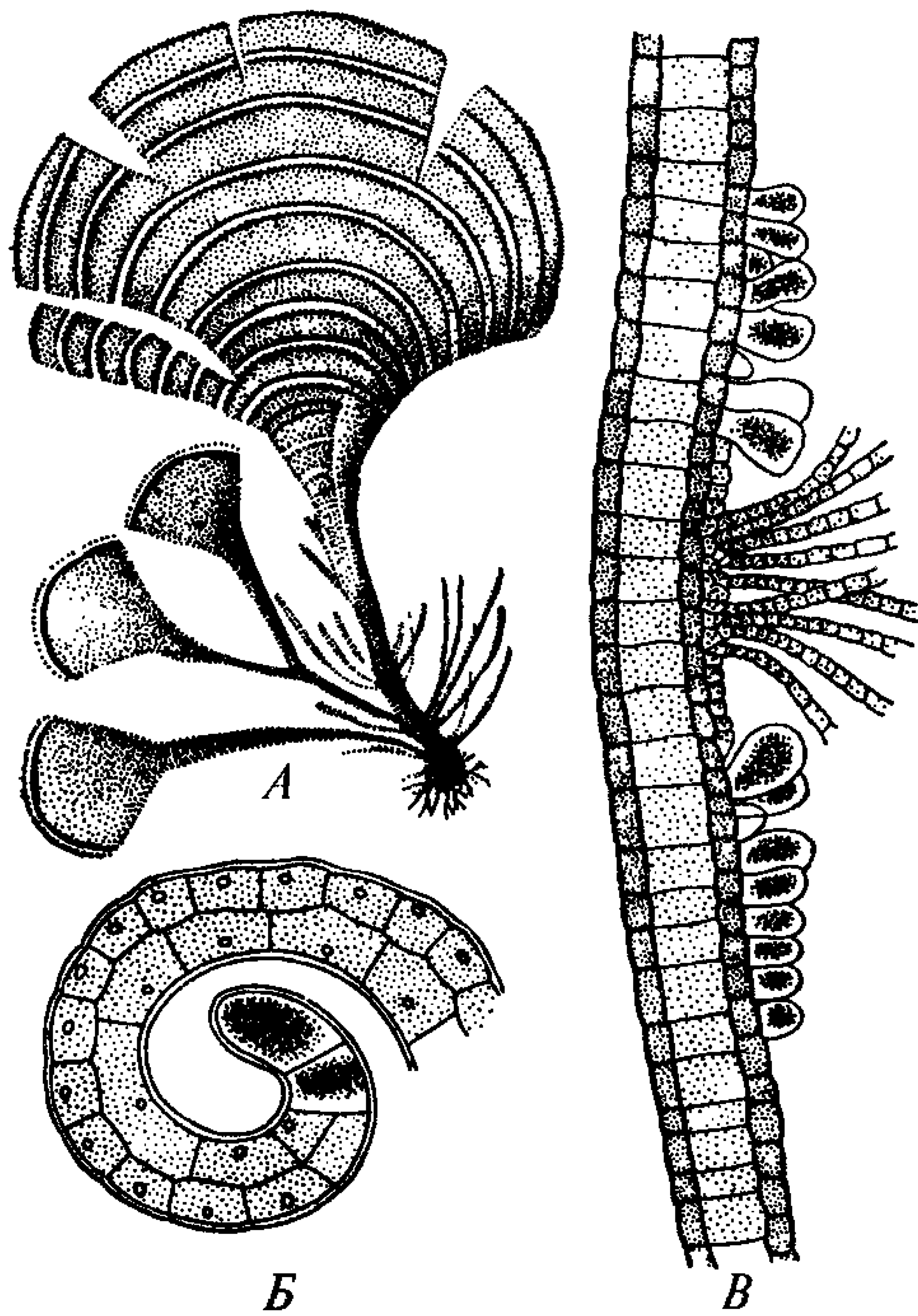


Рис. 284. *Padina pavonia* (Л.Л. Великанов и др., 1991):

А — внешний вид таллома; *Б* — разрез через край таллома — видна верхушечная клетка; *В* — разрез таллома с сорусом спорангиев

Род падина — Padina имеет плоский, вееровидный таллом (рис. 284), который может сильно и легко инкрустироваться карбонатом кальция. *Padina* — однодомная водоросль. Хотя в целом для рода известно изоморфное чередование поколений, имеются сообщения о прямом развитии новых спорофитов непосредственно из спор.

Порядок десмарестиевые — Desmarestiales

Талломы имеют псевдопаренхиматозное одноосевое строение и обладают трихоталлическим ростом. В талломах можно выделить главную ось, от которой отходят боковые «листья» или ветви. Жизненный цикл с гетероморфной сменой форм развития, половой процесс оогамный. Образуют половые

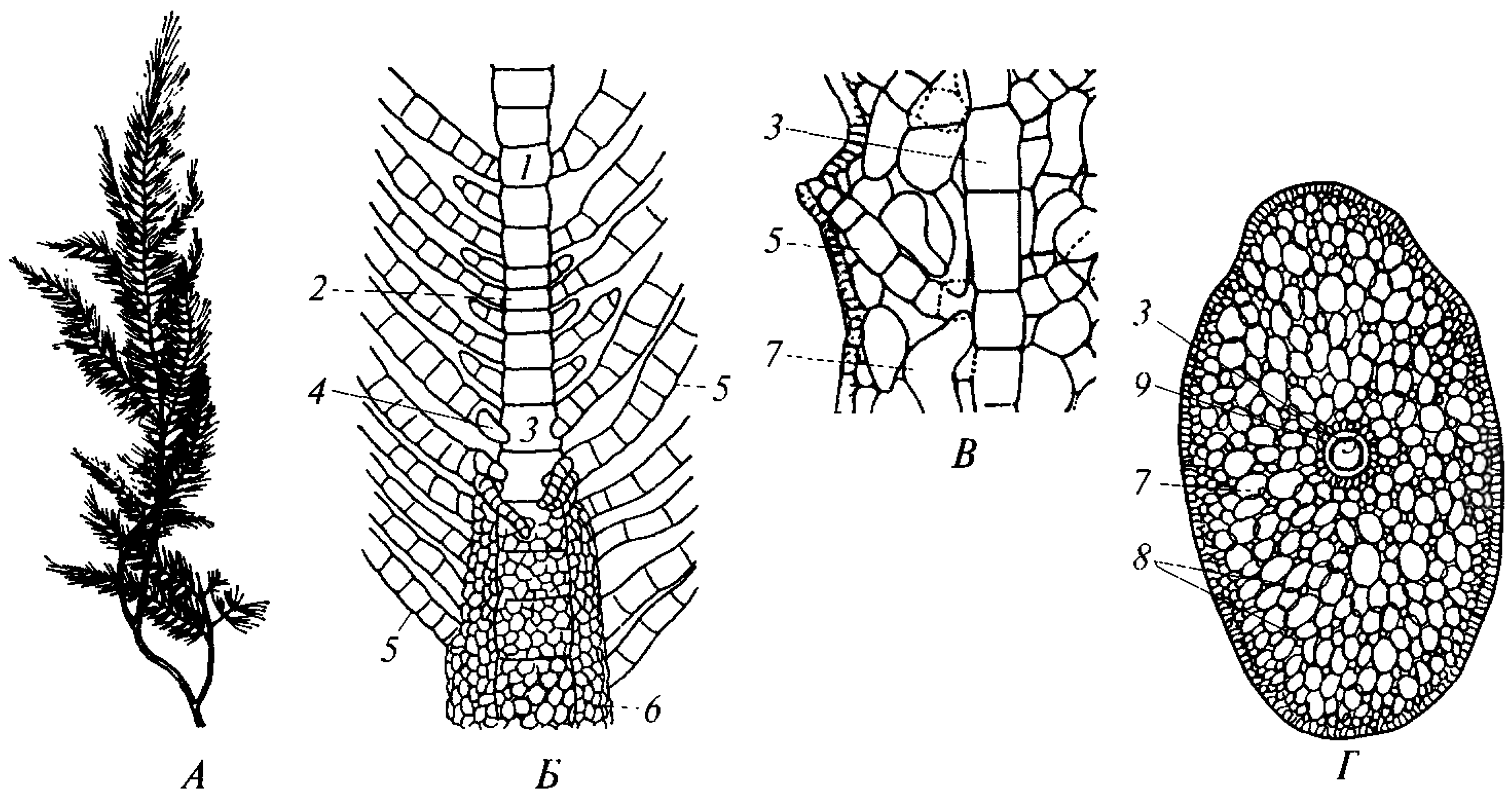


Рис. 285. *Desmarestia* (F. E. Fritsch, 1935):

А — фрагмент таллома; *Б* — верхушка растущего таллома; *В* — часть продольного среза молодой боковой ветви, *Г* — поперечный срез зрелого таллома: *1* — волосковидный конец таллома; *2* — меристема; *3* — осевая клетка; *4* — первичная клетка коры; *5* — ветвь; *6* — слой из коровых клеток; *7* — кора; *8* — гифа (нить); *9* — внутренняя система

феромоны — десмарестен (основной), эктокарпен и вириден. У сперматозоида отсутствует глазок. Спорофит макроскопический, до 4 м (у представителей рода *Himantothalus* спорофиты достигают в длину 10 м); гаметофиты — раздельнополые, микроскопические нити, и по крайней мере один вид — эндофит в красной водоросли. В антеридиях образуется по одному сперматозоиду, а в оогонии — по одной яйцеклетке, которая выходит из оболочки оогония, оставаясь прикрепленной к его краям. В таком положении происходит оплодотворение и развитие спорофита. Десмарестиевые широко распространены в холодных водах северного и южного полушарий. Иногда вместе с ламинариевыми или фукусовыми они преобладают в сублиторали. Развиваясь в массе, становятся сильными конкурентами промысловых ламинариевых водорослей.

Род десмарестия — Desmarestia (рис. 285) имеет кустистое или пластинчатое слоевище. Для одной группы видов, например *D. aculeata* и *D. viridis*, характерно присутствие в вакуолях свободной серной кислоты с pH 1 и ниже. Поэтому при коллекционировании водорослей их нужно держать отдельно от других, так как они сами и рядом лежащие водоросли начинают разрушаться из-за высвобождения серной кислоты. *Desmarestia* встречается в теплых и холодных водах обоих полушарий.

Порядок фукусовые — Fucales

Водоросли с апикальным ростом, тканевым талломом. Вегетативные клетки с хлоропластами без пиреноидов, имеются *криптостомы* (ямки, из которых растут многоклеточные волоски с базальной зоной роста). Жизненный цикл диплобионтный, с гаметической редукцией. Размножение оогамное, гаметангии располагаются внутри камер — *концептакулов* (*скафидий*). Концептакулы находятся во вздутых кончиках ветвей таллома фукусовых — *рецептакулах* (рис. 286, *А*, *Б*) и открываются на поверхность таллома с помощью поры. В зависимости от видовой принадлежности в концептакулах могут содержаться как оба типа гамет — яйцеклетки и сперматозоиды, так и только один тип. У одних видов мужские и женские скафидии могут располагаться на одном талломе, у других — на разных. Концептакулы формируются из единичных клеток на поверхности таллома. Развитие гаметангиев происходит, как полагают, аналогично развитию одногнездных спорангиев у других бурых водорослей, а стадия гаметофита в жизненном цикле фукусовых сильно редуцирована. Первое же деление ядра в гаметангии — мейотическое. Роды фукусовых отличаются по количеству яйцеклеток в оогонии — от одной до восьми. В антеридиях формируется по 64 сперматозоида. Для сперматозоидов фукусовых характерно наличие хоботка и более длинного заднего гладкого жгутика. Сперматозоиды *Fucus* привлекаются ферромоном фукосерратеном.

Род фукус — Fucus имеет многолетнее кустистое слоевище до 2 м длиной, прикрепляется к субстрату с помощью подошвы. Ветви плоские, с выступающим продольным ребром, ветвление дихотомическое. Рост ветвей апикальный. На талломе расположены воздушные пузыри, заполненные газом, близким по составу к воздуху.

Половой процесс оогамный. Половые органы формируются в концептакулах. Встречаются однодомные и двудомные представители. У однодомных представителей антеридии и оогонии могут развиваться в одном и том же концеп-

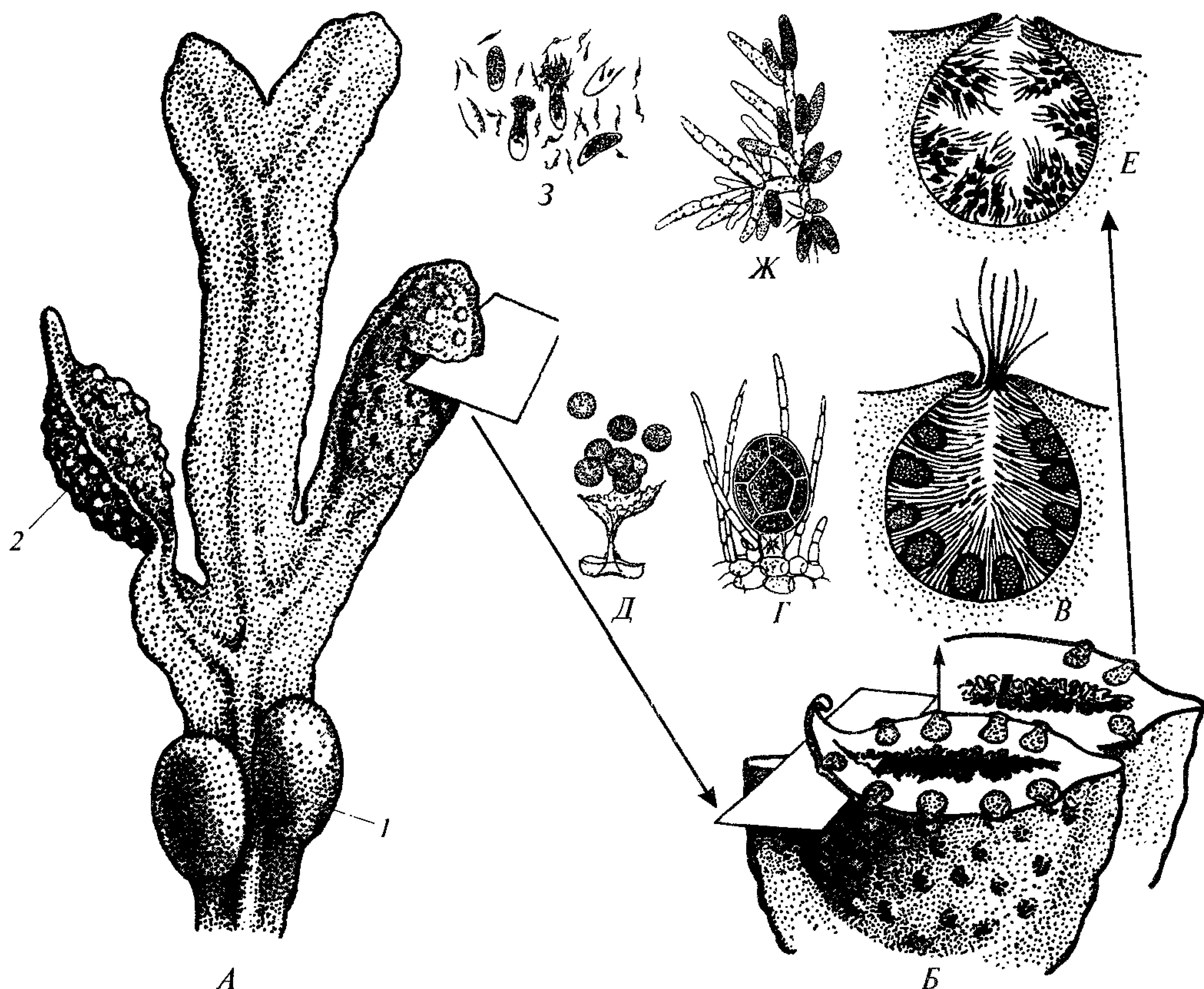


Рис. 286. *Fucus* (B. Fott, 1971; W. Braune et al., 1974):

А — фрагмент таллома (*1* — воздушный пузырь, *2* — рецептакул): *Б* — разрез через рецептакул; *В* — разрез женского скафидия; *Г* — оогоний; *Д* — выход яйцеклеток; *Е* — разрез мужского скафидия; *Ж* — веточка с антеридиями; *З* — выход сперматозоидов

такуле или в разных. Оогонии сидят на клетке ножке (рис. 286, *Г*), возникающей на стенке концептакула (рис. 286, *В*). Клетка оогония притерпевает три деления ядра, первое из которых редукционное, в результате чего в оогонии образуется 8 яйцеклеток. Стенка оогония трехслойная: тонкий наружный слой (экзохитон), толстый средний (мезохитон) и тонкий внутренний слой (эндохитон). При созревании экзохитон разрушается, освобождая пакет с яйцеклетками, окруженный двумя слоями. В море мезохитон разрушается с переднего конца, освобождая яйцеклетки, окруженные эндохитоном. Затем эндохитон растворяется и яйцеклетки освобождаются (рис. 286, *Д*).

Антеридии обычно формируются на ветвящихся парафизах (рис.286, *Е*, *Ж*). Первое деление ядра в них — редукционное, затем проходят митозы, в результате чего в антеридии образуется 64 сперматозоида. Стенка зрелого антеридия состоит из двух слоев. При освобождении сперматозоидов (рис. 286, *З*) сначала вскрывается наружный слой оболочки антеридия, освобождая содержимое антеридия, покрытое внутренним слоем оболочки и слоем слизи. Этот пакет выходит из концептакула в море, где внутренний слой оболочки

желируется на одном или обоих концах, освобождая сперматозоиды. Сперматозоиды имеют глазок, расположенный внутри редуцированного хлоропласта. В переднем конце клетки сперматозоида 13 микротрубочек формируют хоботок — структуру, которая, как считают, принимает участие в определении женского полового атрактанта.

Сперматозоиды привлекаются к яйцеклетке видонеспецифичным феромоном фукосерратеном, выделяемым яйцеклеткой. Узнавание же на видовом уровне связано со специфическими олигосахаридами на яйцеклетке и сперматозоиде. На поверхности яйцеклетки имеются различные участки, каждый из которых содержит различные гликопротеины. Сперматозоиды содержат гликопротеины, организованные в участки на мембране и мастигонемах переднего жгутика, а также на поверхности самого сперматозоида. При встрече с яйцеклеткой сперматозоид движется над оболочкой яйцеклетки, как бы исследуя ее с помощью переднего жгутика. Гликопротеины сперматозоида должны быть комплементарны гликопротеинам яйцеклетки, только в этом случае происходит узнавание.

Fucus используют для производства альгинатов, в качестве удобрения, как корм для животных, для производства кормовой муки, применяют в медицине (для лечения зоба, коррекции веса).

Род аскофиллум — Ascophyllum имеет слоевище оливкового цвета в виде неправильно или дихотомически ветвящихся кустов (рис. 287, *А*) до 1,5 м длиной, прикрепленное подошвой, многолетнее. Воздушные пузыри расположены поодиночке. Рецептакулы развиваются как короткие боковые веточки, при созревании гамет они раздуваются на вершине. Слоевища раздельнополые. Водоросль имеет облигатную потребность в грибе *Mycosphaerella ascophylii*. Таким образом, *Ascophyllum* — своеобразный «лишайник», но морфообразующий элемент в этом симбиозе — водоросль. В России распространен в северных морях в литорали на защищенных от прибоя местах. Перспективный промысловый вид.



Рис. 287. Внешний вид фукусовых (F. E. Fritsch, 1935):
А — *Ascophyllum*; *Б* — *Cystoseira*; *В* — *Sargassum*; *1* — рецептакул; *2* — воздушный пузырь

Род цистозейра — Cystoseira. Моноподиально ветвящиеся талломы (рис. 287, *Б*) достигают в высоту 2 м; они прикрепляются к субстрату с помощью диска. Рост ветвей апикальный. На талломе располагаются веретеновидные рецептакулы и однокамерные воздушные пузыри, одиночные или собранные в цепочки. Рецептакулы обоеполые, в оогонии формируется по одной яйцеклетке. В России встречаются в Черном, Охотском и Японском морях. Некоторые виды содержат эндосимбиотический аскомицет из рода *Haloguignardia.* Гриб на талломе водоросли формирует галлы, состоящие главным образом из клеток водоросли и содержащих репродуктивные структуры гриба и вегетативные гифы.

Род саргассум — Sargassum имеет слоевище в виде кустов (рис. 287, *В*) до 2 м длиной, прикрепляющихся с помощью подошвы, реже ризоидами. Оогонии с одной яйцеклеткой. Ветви, воздушные пузыри и рецептакулы растут из пазух «листьев», ветвление моноподиальное. «Листья» пластинчатые или шиловидные, с четко выраженным средним ребром или без. Ствол короткий, от его верхней части отходят длинные ветви. Ствол и подошва многолетние. Воздушные пузыри одиночные и располагаются на конечных веточках. Именно эти плавательные пузыри напомнили мореплавателям Христофора Колумба гроздья мелкого винограда, известного в Португалии как сальгацо, на основании чего водоросли и получили свое название.

Своеобразные виды живут в Саргассовом море: для них характерно отсутствие органов прикрепления, рецептакулов и главной оси. Размножаются вегетативно. Их слоевища образуют спутанную массу, которая плавает у поверхности, напоминая гигантский ковер, простирающийся от 20—40° с. ш. и 30° з. д. до побережья Америки. Общая биомасса саргассов в Саргассовом море, возможно, достигает 11 млн т.

Представители этого рода распространены в основном в тропических и субтропических морях, хотя всего известно около 150 видов, в дальневосточных морях России встречаются 7 видов, среди которых ряд заносных, один вид как заносный указывается для Черного моря. Саргассум используют для получения кормовой муки, удобрений, саргонинового комплекса биологически активных веществ, применяемого в ветеринарии и зоотехнике, некоторые виды употребляют в пищу.

Порядок ламинариевые — Laminariales

Представители порядка имеют паренхиматозный тип дифференциации таллома у спорофита; его рост осуществляется за счет вставочной меристемы, расположенной между стволом и пластинкой. В вегетативных клетках в хлоропластах отсутствуют пиреноиды. Жизненный цикл с гетероморфной сменой форм развития, с крупным (у некоторых представителей до 60 м и более) спорофитом и микроскопическим гаметофитом (рис. 288). Половой процесс оогамный, в каждом оогонии образуется по одной яйцеклетке, в каждом антеридии — по одному сперматозоиду. За исключением *Chorda* и *Saccorhiza*, у подвижных стадий ламинариевых отсутствуют глазок и базальное вздутие на жгутике.

Гаметофиты ламинариевых похожи и представлены микроскопическими ветвящимися одноосевыми нитями с апикальным ростом. Часто эти нити редуцированы до нескольких клеток. На мужских гаметофитах в виде мелких

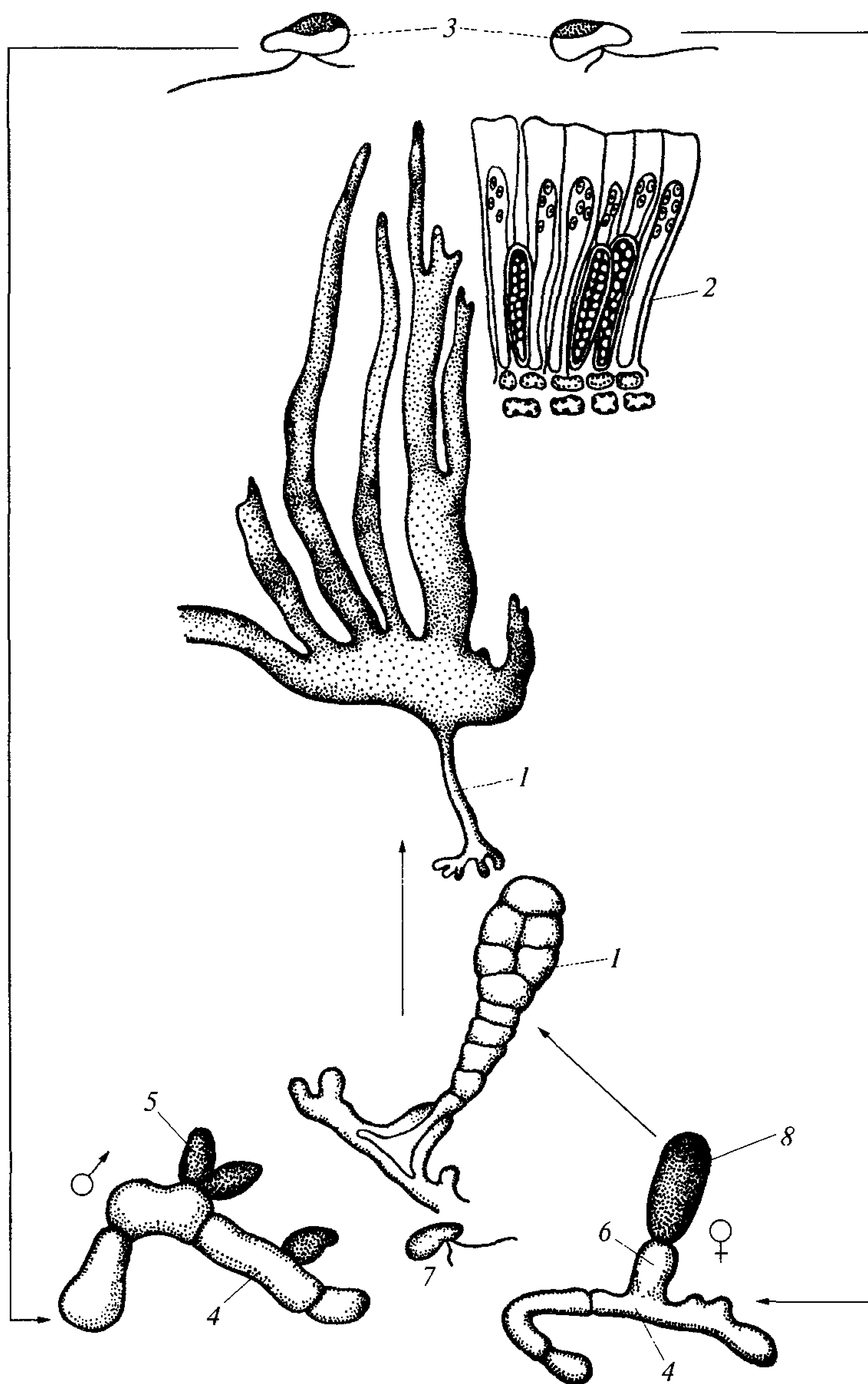


Рис. 288. *Laminaria*. Цикл развития (Л.Л.Великанов и др., 1991).

На спорофите (*1*) развиваются сорусы зооспорангиев (*2*), в которых после редукционного деления образуются зооспоры (*3*). Они вырастают в микроскопические гаметофиты (*4*) — мужские с антеридиями (*5*) и женские с оогониями (*6*). Оплодотворенная сперматозоидом (*7*) яйцеклетка (*8*) немедленно прорастает с образованием спорофита

клеток образуются антеридии, на женских — оогонии. Известны половые феромоны, основной из которых — ламоксерен. Яйцеклетка выходит из оогония, но остается прикрепленной к его краям. После оплодотворения она покрывается оболочкой и сразу прорастает в спорофит. Если яйцеклетка оторвется от оболочки оогония, при ее прорастании нарушаются процессы диф-

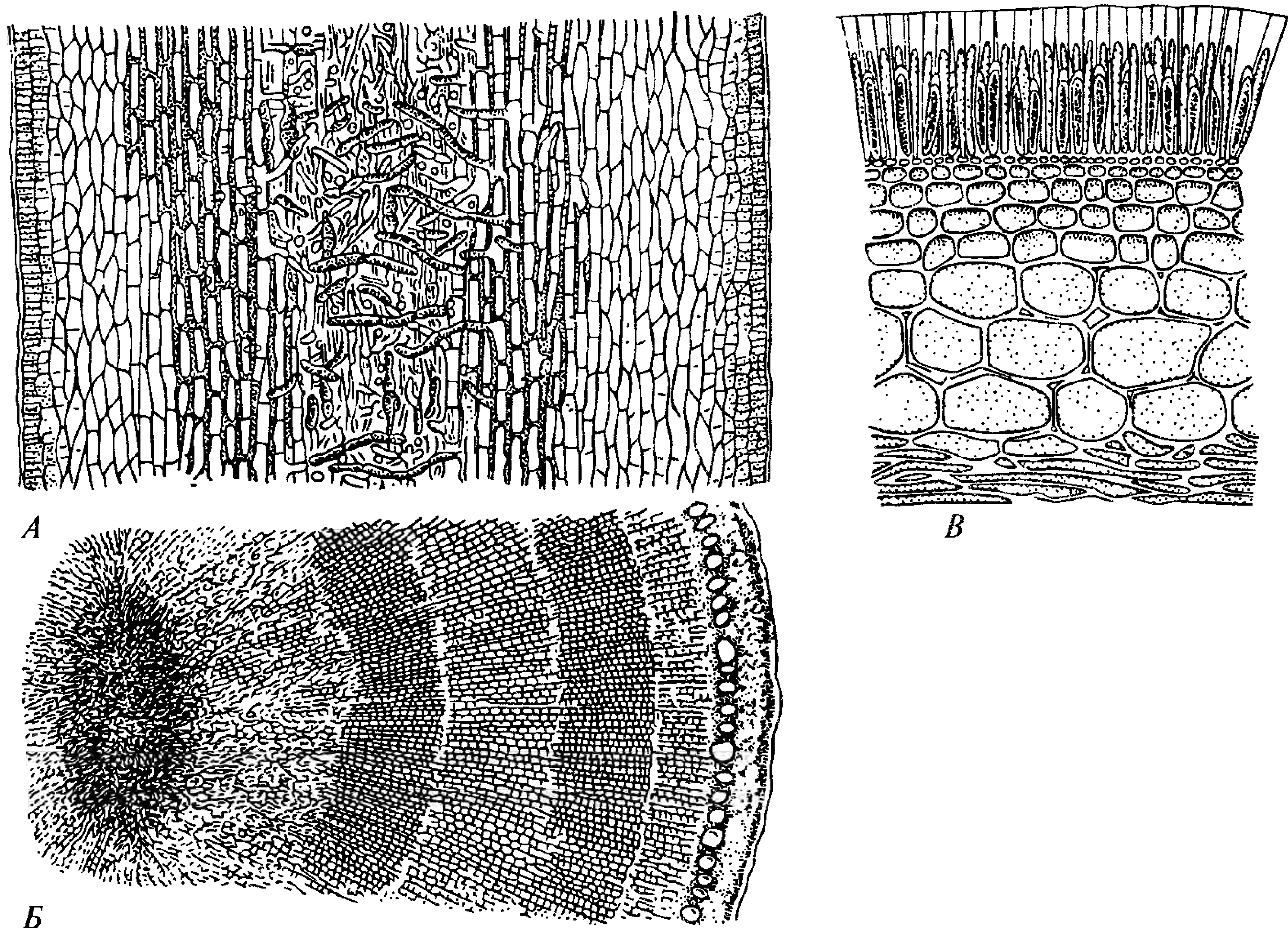


Рис. 289. *Laminaria* (Л.Л. Великанов и др., 1991):
А — продольный разрез черешка; *Б* — поперечный разрез черешка; *В* — разрез листовой пластинки с сорусами зооспорангиев

ференцировки, нормальный таллом не развивается и в скором времени он погибает. Женский гаметофит не предоставляет никаких питательных веществ развивающемуся спорофиту, но обеспечивает ему место для прикрепления на субстрате.

Спорофиты разных родов, наоборот, резко отличаются по внешнему виду друг от друга. За счет вставочной меристемы осуществляется рост как пластинки, так и стволика. У многолетних представителей стволик и органы прикрепления многолетние, а пластинка ежегодно отмирает и вырастает новая. Особенно быстро слоевища ламинариевых растут в конце зимы и весной при температуре воды около 0 °С. Ламинариевые имеют сложное анатомическое строение. У них можно различить меристодерму и кору, которые состоят из окрашенных клеток, промежуточный слой из крупных бесцветных клеток и сердцевину (рис. 289, *А*, *Б*). В сердцевине могут располагаться трубчатые нити, длинные тонкие клетки которых расширяются воронкообразно у поперечных перегородок. В этих перегородках находятся поры, поэтому их называют ситовидными пластинами. В сердцевине таких крупных ламинариевых, как *Nereocystis* и *Macrocystis*, располагаются ситовидные трубки с клетками большого диаметра. Наличие сердцевины с хорошо развитыми проводящими элементами позволяет обеспечивать транспортировку органических веществ от верхней части

пластины, где идет интенсивный фотосинтез, к ее основанию. В коре многих ламинариевых расположены слизистые каналы.

На поверхности спорофитов ламинариевых образуются одногнездные зооспорангии, собранные в группы — сорусы (рис. 289, *В*). Помимо зооспорангиев в сорусах имеются стерильные клетки — парафизы. Число зооспор в спорангиях колеблется от 16 до 128. Перед их образованием первое деление ядра — редукционное. После выхода зооспор спороносная часть пластины разрушается, в ней появляются дыры. Зооспоры обладают положительным хемотаксисом и могут проплывать несколько километров, достигая питательных веществ. После оседания на субстрат зооспоры прорастают в гаметофит.

Ламинариевые обычны для холодных вод северного и южного полушарий. Они встречаются от поверхности моря до глубины 200 м.

Род ламинария, морская капуста — Laminaria (см. рис. 35, *И*, т. 1; рис. 288). Слоевище в виде пластинки, ровной или морщинистой, цельной или рассеченной, без отверстий, длиной от нескольких десятков сантиметров до 20 м. Стволик неразветвленный, прикрепляется ризоидами или дисковидной подошвой. Спорофиты *Laminaria* многолетние, возраст некоторых видов насчитывает 11—18 лет. В основном распространены в Северном полушарии. Ламинарии используют в пищу (они содержат большое количество аминокислоты метионина, йода, значительное количество углеводов, минеральных веществ и витаминов, по содержанию которых превосходят многие овощи и кормовые травы), на корм скоту, в медицине, в ряде стран культивируется.

Род алария — Alaria имеет крупное слоевище, длиной от нескольких до 40 м, состоит из пластины, ствола и ризоидов. Пластина удлиненная, с продольным ребром, без лопастей по краям. Края пластины волнистые или разорванные. По бокам ствола отходят пластинки на тонких стебельках, несущие спорангии (рис. 290, *А*). Основная пластина и спорофиллы однолетние, ствол и ризоиды — многолетние. Виды рода распространены в Северном полушарии и

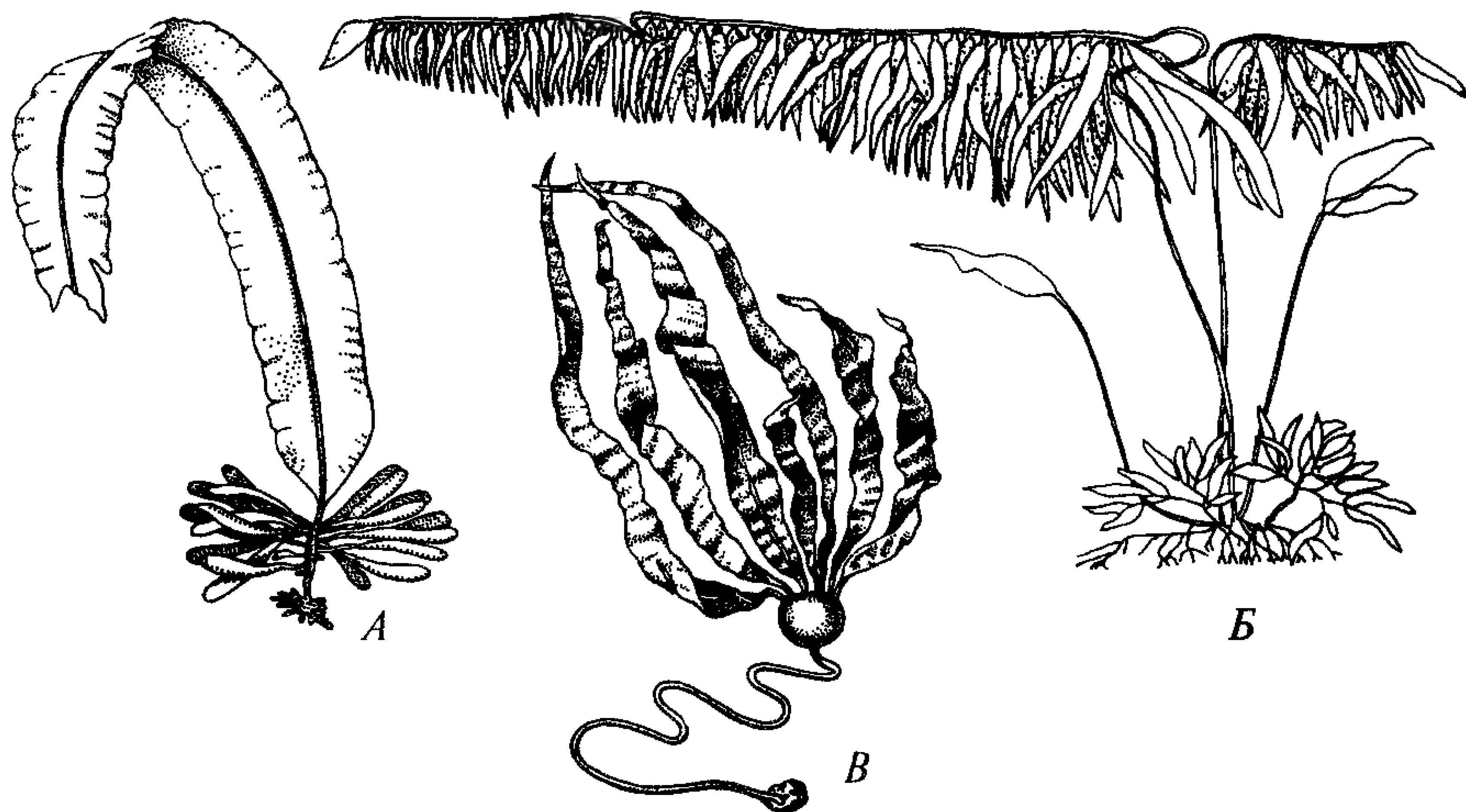


Рис. 290. Спорофиты ламинариевых (Л.Л. Великанов и др., 1991):
А — *Alaria*; *Б* — *Macrocystis*; *В* — *Nereocystis*

часто растут в местах с постоянным движением воды. Используют сходным образом с ламинариями.

Род макроцистис — Macrocystis. Длинный тонкий (до 1 см в диаметре) ствол несет ряд пластинок (рис. 290, *Б*), длина которых достигает 1—1,5 м. Перед каждой пластинкой ветвь расширена в грушевидный воздушный пузырь; благодаря пузырям основная часть слоевища плавает на поверхности воды. Это — самые крупные фотосинтезирующие организмы, обитающие в воде: их длина достигает 60 м, каждый день таллом способен нарастать на 50—60 см. Слоевища *Macrocystis* многолетние. Распространен в водах южного полушария, в северном полушарии растет вдоль Тихоокеанского побережья Северной Америки. Часто образует массовые заросли. В США — промысловый вид. В водах России встречается только у Командорских островов.

Род нереоцистис — Nereocystis. Длинный, сравнительно тонкий ствол достигает 25 м в длину, на вершине вздувается в крупный воздушный пузырь диаметром до 20 см (рис. 290, *В*). Газ этого пузыря содержит до 10 % окиси углерода. От пузыря отходят «листовые» пластинки до 3—9 м длиной. Таких пластин может быть до сотни. Слоевища *Nereocystis* однолетние. Часто нереоцистис образует плотные заросли, распространен у Тихоокеанского побережья Северной Америки. В России встречается в выбросах у Командорских островов.

Порядок эктокарповые (в широком смысле) — Ectocarpales (s. l.)

Эктокарповые включают представителей с гетеротрихальным, псевдопаренхиматозным и паренхиматозным талломом, имеющим вид ветвящихся или неветвящихся нитей, которые часто отходят от базальных нитей или корочек. В вегетативных клетках один или много хлоропластов с пиреноидами. Рост обычно диффузный, у большинства представителей отсутствует хорошо выраженная меристема. Половое размножение — изо- или гетерогамия, жизненный цикл с изоморфной или гетероморфной сменой генераций. Талломы прикрепляются к субстрату, в том числе к крупным макрофитам, есть эндофитные виды. Эктокарповые — часто встречаемые и широко распространенные представители бурых водорослей.

Род эктокарпус — Ectocarpus. Многочисленные виды широко распространены во всех морях, ведут прикрепленный образ жизни. Таллом имеет вид ветвящихся кустиков желтовато-бурого цвета, достигающих в длину несколько сантиметров (рис. 291, *А*). Стелющиеся по субстрату нити обладают апикальным ростом; рост вертикальных нитей диффузный. Только у некоторых видов вертикальные нити имеют выраженную интеркалярную меристему, еще реже встречается апикальный рост. Клетки нитей содержат несколько удлиненных хлоропластов, каждый с несколькими пиреноидами.

На диплоидных спорофитах в одногнездных спорангиях (рис. 291, *Б*) развиваются зооспоры. Образованию зооспор предшествует редукционное деление, голые зооспоры выходят через небольшой разрыв стенки на вершине зооспорангия. Обычно 32 зооспоры выходят в желатиновом матриксе. Зооспоры редко сохраняют подвижность более 30 мин. Гаплоидные зооспоры прорастают в гаплоидные гаметофиты. На гаметофитах в многогнездых гаметангиях (рис. 291, *В*) образуются гаметы. Многогнездные гаметангии — это изменен-

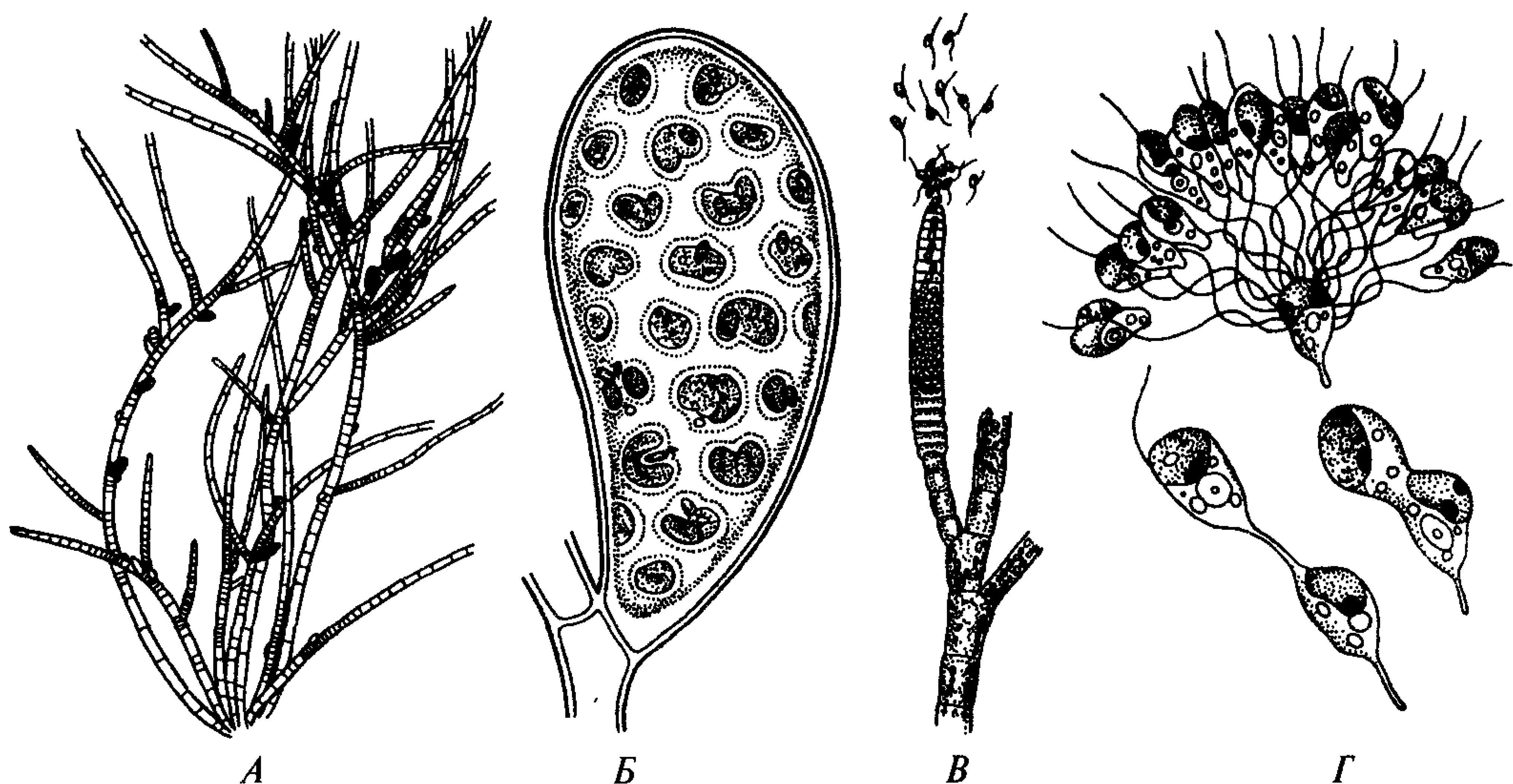


Рис. 291. *Ectocarpus* (Л.Л. Великанов и др., 1991):

А — общий вид; *Б* — зооспорангий (одногнездный спорангий) с зооспорами; *В* — гаметангий (многогнездный спорангий) и гаметы; *Г* — оплодотворение

ные боковые ветви, которые имеют вид кукурузных початков и могут состоять из 660 кубических клеток. В каждой клетке многогнездного спорангия формируется по одной гамете. Хотя морфологически гаметы одинаковы, физиологически их поведение различается. Эктокарпус — первый род водорослей, для которого определили половой феромон — эктокарпен. Женская гамета быстро теряет подвижность, останавливается и выделяет феромон эктокарпен, привлекающий мужские гаметы, которые прикрепляются к ее мембране с помощью акронемы переднего жгутика (рис. 291, *Г*). Затем одна из мужских гамет сливается с женской, а остальные уплывают. Слияние происходит задними концами клеток. Зигота без периода покоя прорастает в диплоидный спорофит.

В некоторых местообитаниях на спорофитах эктокарпуса помимо одногнездых спорангиев наблюдаются нейтральные многогнездные спорангии, в которых образуются нейтральные споры. Эти споры диплоидны, они прорастают в диплоидный спорофит, и таким образом спорофит может сам себя воспроизводить. Показано, что образование многогнездных или одногнездных спорангиев зависит от температуры воды. Так, при 13 °С и ниже формируются одногнездные спорангии, при 20 °С и выше на спорофите формируются многогнездные спорангии, а в промежутке между этими температурами формируются оба типа спорангиев.

У эктокарпуса имеется еще дополнительный ряд путей развития, причем гаметофиты могут быть гаплоидными и диплоидными, а спорофиты — гаплоидными, диплоидными и тетраплоидными (рис. 292). Так, из зооспор, возникающих в результате мейоза, могут развиваться не только гаплоидные гаметофиты, но и гаплоидные спорофиты. Это явление называется *гетеробластия*. На гаплоидных спорофитах могут формироваться как нейтральные многогнездные зооспорангии, так и одногнездные зооспорангии, в которых формиру-

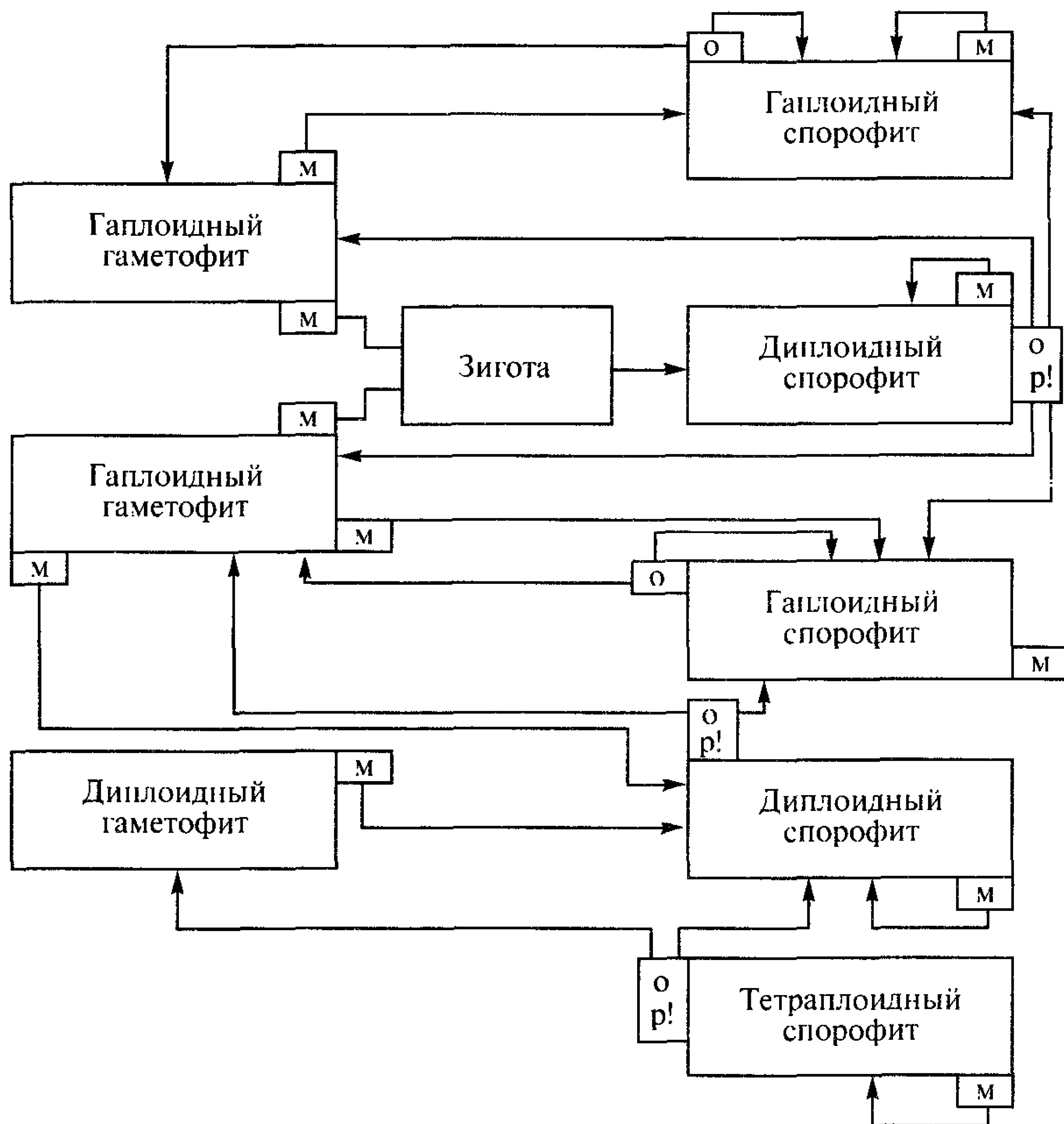


Рис. 292. Возможные жизненные циклы у *Ectocarpus* (Н. П. Горбунова, 1991):
о — одногнездные спорангии; м — многогнездные спорангии; р! — редукционное деление

ются гаплоидные зооспоры, прорастающие или в гаметофит, или опять в спорофит. Но в потомстве наблюдают и небольшой процент диплоидных спорофитов, которые, как полагают, возникают в результате спонтанной диплоидизации. Партеногенетическое развитие гамет приводит исключительно к развитию гаплоидных спорофитов. Иногда из зооспор многогнездных спорангиев этих спорофитов могут спонтанно развиваться тетраплоидные спорофиты, зооспоры одногнездных зооспорангиев которых могут прорастать как в диплоидные спорофиты, так и в диплоидные гаметофиты (рис. 292).

ЦАРСТВО АЛЬВЕОЛОБИОНТЫ — ALVEOLATES

Название царства (от греч. *alveola* — пузырек) отражает особенность в строении клеточных покровов у этой группы. К этому царству относят Ciliata (инфузории), Dinophyta (динофиты), Apicomplexa (апикомплексы) и еще несколько небольших групп. Для организмов этого царства при всем их разнообразии в строении и образе жизни имеется ряд общих морфологических особенностей: наличие кортикальных везикул (*альвеолы*, или *амфиесмальные везикулы*), *мик-*

ропор (структуры, которые, как полагают, вовлечены в пиноцитоз) и выделительных органелл. Для Ciliata, которые в большинстве своем активные хищники, характерно наличие диморфных ядер (микро- и макронуклеус) и своеобразного цитоскелета, состоящего из ряда ресничек и связанных корешковых систем. Для Dinophyta, у которых встречаются различные способы питания (фаготрофия, паразитизм, фототрофия и миксотрофия), характерно наличие динокариона и жгутикового аппарата, состоящего из волнообразного поперечного жгутика, расположенного в поперечной борозде, и продольного жгутика, расположенного в продольной борозде. Apicomplexa — внутриклеточные, в большинстве безжгутиковые облигатные паразиты животных и человека. Для них характерно присутствие *апикального комплекса* (аппарат для прикрепления и внедрения в клетки-хозяина, состоящий из роптриев и коноида). Относительно недавно в клетках ряда Apicomplexa были найдены редуцированные пластиды, названные *апикопластами*. Они окружены четырьмя мембранами, имеют свой собственный кольцевой геном порядка 35 тыс. пар нуклеотидов и функционируют как органеллы для биосинтеза липидов.

Несмотря на большое разнообразие, альвеолобионты — монофилетичная группа, что подтверждается филогенетическим анализом последовательностей ряда генов. Молекулярная филогения показывает, что внутри этой группы апикомплексы и динофиты более связаны друг с другом, чем с инфузориями, и формируют сестринские группы (рис. 293). В свою очередь инфузории образуют сестринскую ветвь кладу апикомплексы — динофиты. Существуют разные гипотезы о происхождении этой группы. По одной из них предком динофит и апикомплексов был двужгутиковый фотосинтезирующий предок, а в

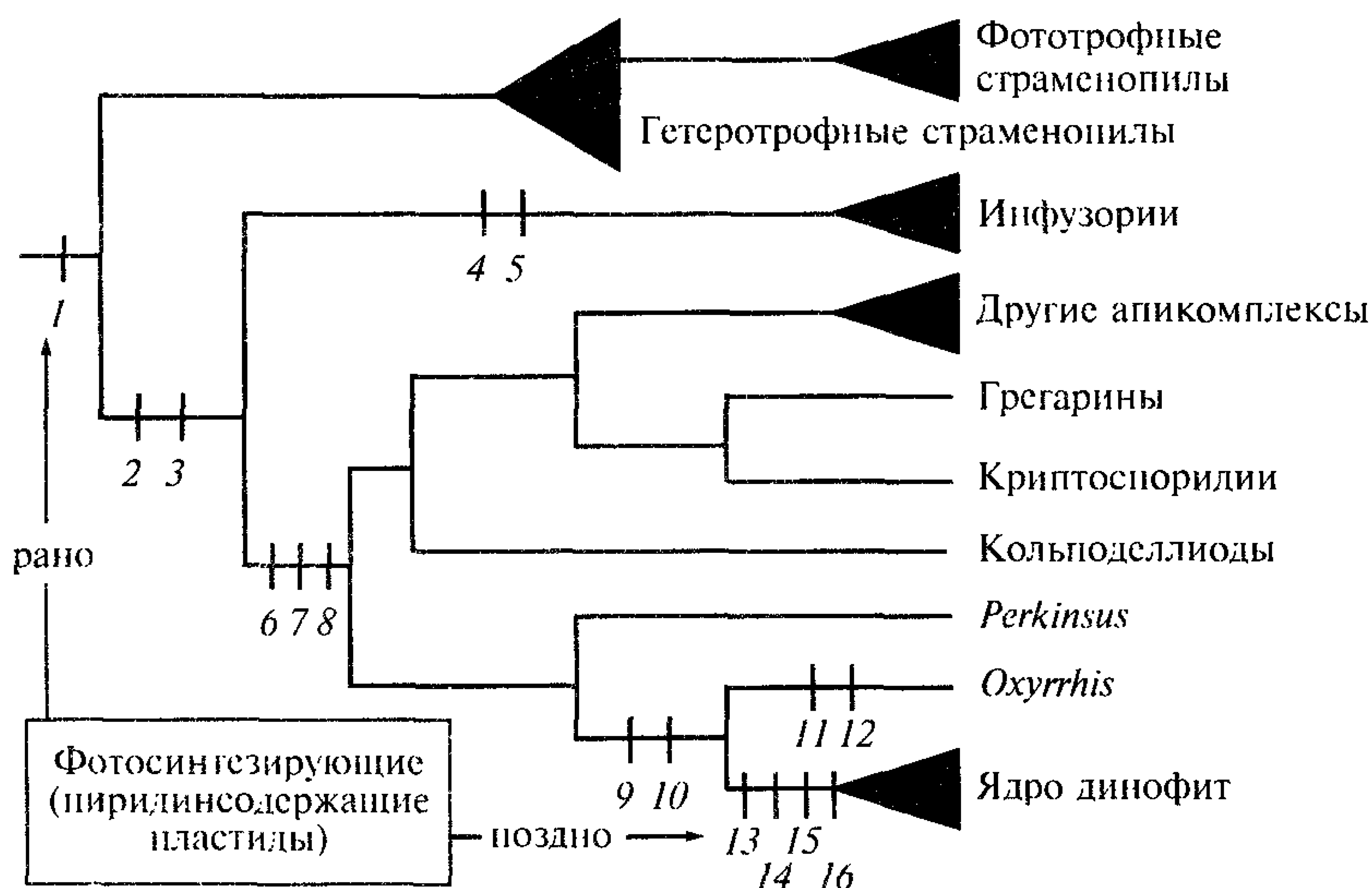


Рис. 293. Филогения альвеолобионтов (B.S.Leander, P.J.Keeling, 2004):

1 — два гетеродинамичных латеральных жгутика; *2* — кортикальные альвеолы; *3* — микропоры; *4* — гетероморфные ядра (макро- и микронуклеусы); *5* — покрытие из ресничек; *6* — роптрии; *7* — микронемы; *8* — открытый коноид; *9* — закрученный поперечный жгутик; *10* — постоянно конденсированные хромосомы; *11* — наружные чешуйки; *12* — внутриядерное веретено; *13* — поперечная борозда; *14* — продольная борозда; *15* — динокарион; *16* — пузула

ходе эволюции хлоропласты несколько раз терялись и преобретались вновь. По другой — предок был гетеротрофной флагеллатой, и пластиды динофит возникли позже в результате вторичного или третичного эндосимбиоза.

Отдел динофитовые водоросли (динофиты, динофлагеллаты, перидинеи) — Dinophyta

Название отдела происходит от греч. *dineo* — вращаться.

Общая характеристика

1. Преимущественно одноклеточные монадные формы.

2. Подвижные клетки имеют два жгутика, отличающихся как по морфологии, так и по длине. Поперечный жгутик длинный, уплощенный, имеет спирально закрученную аксонему и параксиальный тяж. Продольный жгутик короткий, обычного строения. Оба жгутика несут тонкие волоски.

3. Хлоропласты окрашены в желто-бурый цвет благодаря тому, что дополнительные пигменты перидинин, диадиноксантин и диноксантин маскируют зеленые хлорофиллы *a* и c_2. Пластиды с перидинином имеют трехмембранную оболочку и трехтилакоидные ламеллы; у них отсутствует опоясывающая ламелла (см. рис. 24, *В*, т. 1). Их хлоропластный геном может быть фрагментирован на отдельные кольцевидные фрагменты ДНК, содержащие по одному гену и разбросанные по строме хлоропласта.

4. В хлоропластах встречаются пиреноиды различной формы.

5. В монадных клетках может присутствовать глазок, расположенный в хлоропласте или в цитоплазме. Глазки разнообразного строения (см. рис. 299).

6. Пресноводные формы запасают преимущественно крахмал, откладываемый в цитоплазме, а морские — липиды и стеролы.

7. Присутствует уникальное ядро — динокарион; его хромосомы находятся в конденсированном состоянии на протяжении всего клеточного цикла и содержат незначительное количество гистонов. Митоз закрытый. Микротрубочки веретена проходят в каналах, ограниченных ядерной мембраной (рис. 297).

8. Размножение чаще всего происходит продольным делением клетки пополам; встречается бесполое размножение зооспорами или апланоспорами. У некоторых видов описан половой процесс. Жизненный цикл гаплобионтный, с зиготической редукцией, и только у *Noctiluca* — диплобионтный, с гаметической редукцией (см. рис. 300).

→

Рис. 294. Строение клетки динофит (C. Hoek van den et al., 1995):

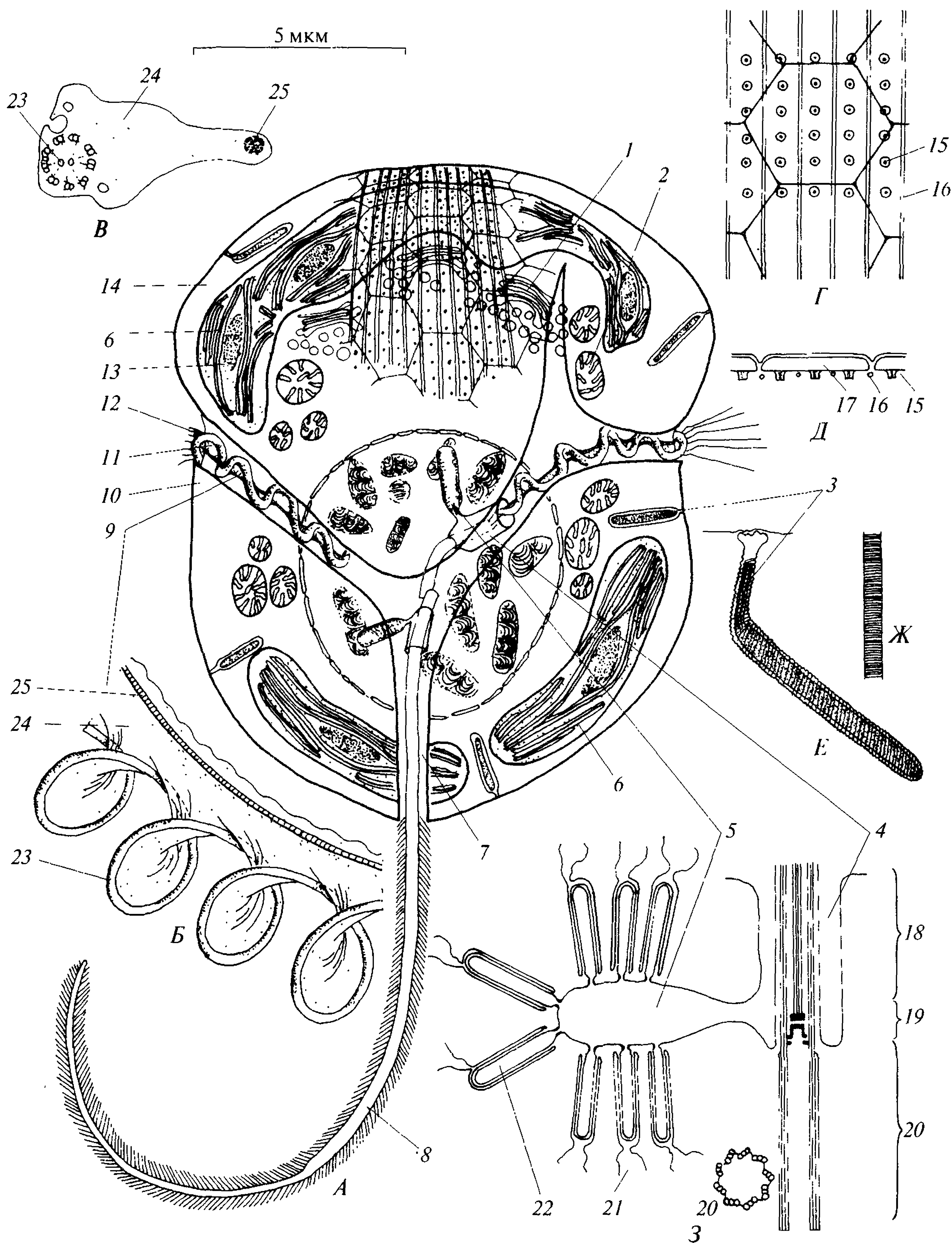
А — клетка с брюшной стороны; *Б* — часть поперечного жгутика; *В* — разрез поперечного жгутика; *Г* — вид с поверхности текальных везикул; *Д* — разрез через текальные везикулы; *Е* — трихоциста; *Ж* — выбрасывание исчерченного тяжа из трихоцисты; *З* — срез через жгутиковый канал; *1* — аппарат Гольджи; *2* — митохондрия; *3* — трихоциста; *4* — жгутиковый канал; *5* — пузула; *6* — хлоропласт; *7* — продольная борозда; *8* — продольный жгутик; *9* — поперечный жгутик; *10* — гипоконе; *11* — волоски; *12* — спираль; *13* — пиреноид; *14* — эпиконе; *15* — поры; *16* — микротрубочка; *17* — текальная везикула; *18* — ундулиподия; *19* — переходная зона; *20* — базальное тело; *21* — вакуоль; *22* — трубчатое ответвление пузулы; *23* — аксонема; *24* — чехол поперечного жгутика; *25* — параксиальный тяж

9. Митохондрии с трубчатыми кристами (см. рис. 22, *Б*, т. 1).

10. В клетках имеются характерные образования — пузулы (рис. 294).

11. Клеточный покров — амфиесма (см. рис. 13, т. 1: рис. 295).

12. Встречаются как в морских (около 90 % видов), так и в пресных водах.



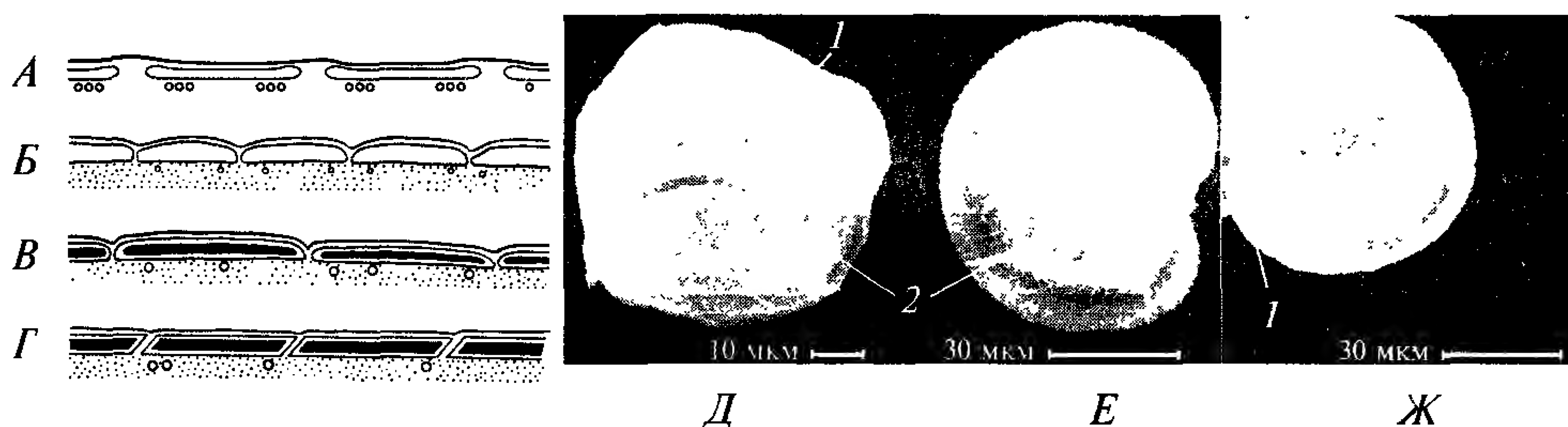


Рис. 295. Схема различных типов тек динофлагеллат (G. R. South, A. Wittick, 1987) и панцирь перидиней:

А — *Oxyrrhis*; *Б* — некоторые виды *Gymnodinium*; *В* — *Katodinium*; *Г* — *Woloszynskia, Peridinium*: *Д* — вид панциря с брюшной стороны; *Е* — вид снизу; *Ж* — вид сверху; *1* — поперечная борозда, *2* — продольная борозда (фото Г.А. Беляковой, СЭМ)

К динофитам относятся преимущественно одноклеточные монадные представители (динофлагеллаты) с дорсовентральным строением; значительно реже встречаются другие типы дифференциации таллома. В последнее время в связи с изучением жизненных циклов динофит было показано, что многие из коккоидных форм являются только стадией в жизненном цикле или цистами других динофлагеллат. Также нитчатая структура, возможно, представляет собой свободное объединение цист или неподвижных вегетативных клеток, которое существует короткий промежуток времени, а цисты с ослизняющейся оболочкой ранее могли быть приняты за самостоятельные виды с пальмеллоидным типом дифференциации таллома. Поэтому для вегетативных клеток динофит в настоящее время рассматривают только три типа дифференциации таллома: монадный, ризоподиальный и коккоидный.

Форма тела динофитовых весьма разнообразна: шаровидная, эллипсовидная, яйцевидная, обратнояйцевидная, грушевидная, в форме полумесяца или тетраэдра. Клетки обычно уплощены и в поперечном сечении имеют вид эллипса или пластинки. Реже тело округлое, неуплощенное. Размеры клеток у динофитовых колеблются от 6 до почти 2 000 мкм. Наиболее крупные представители встречаются в морях, среди пресноводных самые крупные клетки имеют виды *Ceratium* — до 450 мкм.

Клеточный покров. У динофлагеллат *амфиесма* (покров) представляет собой совокупность цитоплазматической мембраны и ряда, расположенных под ней амфиесмальных (текальных) везикул (рис. 294, 295; см. рис. 13, т. 1). *Текальная везикула* представляет собой уплощенный пузырек, окруженный одиночной мембраной. Число таких пузырьков варьирует у динофитов от нескольких сотен (например, у *Gymnodinium*) до двух (например, *Prorocentrum*) на клетку. Расположение их неодинаково: например, у *Oxyrrhis* текальные везикулы разъединены, у представителей других родов они соприкасаются (рис. 295). Везикулы у одних динофит, клетки которых выглядят под микроскопом как голые, не содержат целлюлозных пластинок, а только заполнены аморфной массой. Покров динофит, которые содержат текальные пластинки из целлюлозы и других полисахаридов, называют *панцирем* (рис. 295, *Д—Ж*). Иногда, например, при охлаждении до 4 °C, у отдельных представителей наблюдается процесс сбрасывания панциря. При переносе в обычные условия панцирь регенерируется через сутки. Имеется зависимость между числом пластинок на клетку

и их толщиной: чем толще пластинки, тем их меньше. У *Katodinium* пластинки достаточно тонкие, у *Peridinium* и *Ceratium* они очень толстые и могут нести различные выросты, их количество редуцируется до двух десятков. Пластинки панциря играют основную роль при идентификации панцирных динофлагеллат, составляя формулу теки, где определенные пластинки обозначаются цифрами и буквами.

Амфиесма состоит из трех частей: верхней — *эпивальвы* (эпитека, эписома, эпикон), нижней — *гиповальвы* (гипотека, гипосома, гипокон) и средней — *пояска* (цингулюм), соединяющего верхнюю и нижнюю части амфиесмы. В свою очередь эпивальва и гиповальва у панцирных форм состоят из отдельных щитков, соединенных в определенном порядке швами (рис. 295, *Д—Ж*). Швы представляют зону роста панциря: за счет их разрастания происходит увеличение размеров панциря. Верхушка эпивальвы у некоторых представителей оканчивается *апексом*, нижний конец панциря называют *антапексом*. Форма, число и размещение пластинок, а также наличие шипов относятся к систематическим признакам. На панцире многих видов имеется две бороздки — поперечная и продольная (см. рис. 294). Поперечная бороздка делит панцирь на эпивальву и гиповальву и может проходить или по экватору (например, у *Peridinium*) или быть смещенной к переднему (например, у *Amphidinium*) либо заднему концу (например, у *Katodinium*). Бороздка может полностью опоясывать спинную сторону панциря, соединяясь (кольцевая) или не соединяясь (спирально завитая) на брюшной стороне. Иногда она опоясывает только половину панциря (например, у представителей *Hemidinium*). Продольная бороздка расположена на брюшной стороне панциря, проходит только по гиповальве, редко переходит на эпивальву, а у видов *Gonyaulax* доходит до апекса, переходя даже на спинную сторону.

Под текальными везикулами располагается слой микротрубочек (см. рис. 294, 295). У многих динофитов в текальных везикулах под текальными пластинами имеется добавочный слой, устойчивый к сильным кислотам и основаниям и состоящий из спорополлелинподобной субстанции. У некоторых представителей с панцирем под текальными везикулами может располагаться еще одна мембрана. Снаружи от плазмалеммы некоторых динофлагеллат, например у *Amphidinium carterii*, расположен *гликокаликс*, состоящий из кислых полисахаридов, который формируется, возможно, за счет деятельности цитоплазматических мукоцист.

На поверхности клеток некоторых динофлагеллат присутствуют органические чешуйки, как у ряда примнезиофитовых, золотистых и празинофициевых зеленых водорослей. Такие чешуйки встречаются, например, у *Lepidodinium viride*, который содержит зеленые пластиды, произошедшие от празинофициевого эндосимбионта, но они отсутствуют у *Gymnodinium chlorophorum*, у которого хлоропласт тоже происходит от празинофициевых. Некоторые динофлагеллаты имеют внутренний кремневый скелет, который закладывается в селикалемме, но в отличие от диатомей, не покрывает клетку снаружи от цитоплазматической мембраны. Например, фаготрофная динофлагеллата *Actiniscus pentasterias* содержит 2 пятилучевые кремневые звезды, расположенные около ядра.

В оболочках покоящихся цист или зигот и у ископаемых форм динофит встречается химически стойкое вещество *диноспорин* (отличается от спорополленина по автофлюоресценции) и хитин.

Жгутики. Прикрепление жгутиков к клетке у динофит может быть различным. Если два неравных жгутика отходят от апикального конца клетки, то такой тип называется *десмоконтным*, например у *Prorocentrum* (см. рис. 302, *А*, *Б*). При плавании один жгутик направлен вперед, другой — перпендикулярно ему. Для большинства динофлагеллат характерны *диноконтные* клетки, у которых неравные жгутики отходят от брюшной стороны (см. рис. 294). Такие клетки разделены на две части — эпивальву и гиповальву; поперечный жгутик лежит в поперечной бороздке, а продольный — в продольной.

Оба жгутика содержат типичную аксонему (9 периферических дуплетов и 2 центральные микротрубочки). Каждый жгутик выходит из небольшого впячивания на поверхности клетки, называемого жгутиковым каналом, который открывается жгутиковой порой. У большинства динофлагеллат жгутик имеет свой собственный жгутиковый канал (см. рис. 294).

Поперечный жгутик выходит из верхней жгутиковой поры, поворачивает влево, опоясывая клетку, и имеет вид волнистой ленты. Помимо аксонемы в нем присутствует исчерченный параксиальный тяж, выполняющий механическую функцию и состоящий из белка центрина. Аксонема расположена по спирали вокруг тяжа (см. рис. 294), который всегда короче ее. На мембране поперечного жгутика видны ряд длинных простых тонких волосков (длина от 2 до 4 мкм). Волоски могут быть одинаковой или различной длины. Этот жгутик движется короткими периодическими волнами и обеспечивает вращательные и поступательные (в виде толчков) движения клеток. У *Noctiluca* отсутствует поперечный жгутик, и поэтому она не может вращаться во время плавания.

Продольный жгутик выходит из нижней поры и тянется вдоль клетки, выходя за ее пределы. Он имеет обычное строение, на его мембране во многих случаях волоски располагаются в два ряда (длина волосков до 0,5 мкм). В этом жгутике может присутствовать также параксиальный тяж. Жгутик движется волнообразно, и с его помощью осуществляются поступательное движение клетки вперед, ее резкая остановка и движение назад. Динофлагеллаты среди водорослей обладают максимальной скоростью плавания — 200—500 мкм/с.

Переходная зона жгутиков у некоторых видов может содержать 2 параллельных диска при основании двух центральных микротрубочек и одно или два кольца, лежащих ниже. У большинства видов переходная зона представлена сильно изогнутой поперечной пластинкой с мощными периферическими валиками и развитой аксосомой (утолщение в центре пластинки). У *Gymnodinium lanskaya* и *Heterocapsa pigmaea* в переходной зоне над поперечной пластинкой находится переходный цилиндр; у последнего вида имеются, кроме того, две (а не одна) поперечных пластинки.

Базальные тела жгутиков динофитов имеют типичное строение (см. рис. 294). Они могут располагаться под углом почти 180° (антипараллельно), перпендикулярно или параллельно по отношению друг к другу. От базального тела продольного жгутика начинается лентовидный корешок, состоящей из микротрубочек; он проходит под продольной бороздой. Второй микротрубочковый корешок связан с базальным телом поперечного жгутика и представлен одной или двумя микротрубочками, к которым под прямым углом прикреплен, как гребенка, еще ряд микротрубочек. От поперечного жгутика отходит поперечнополосатый корешок. Базальные тела соединены друг с другом поперечнополосатым соединением, состоящим из белка центрина. У различных динофит

имеются отклонения от корешковой системы как в сторону редукции отдельных компонентов, так и в сторону их добавления.

Ядро. Ядро динофитовых может быть сферической, подковообразной, почковидной, притупленно конической формы, и его положение в клетке варьирует в зависимости от стадии жизненного цикла и наличия или отсутствия пищеварительной вакуоли. За своеобразную организацию оно получило название *мезокарион*, или *динокарион*. Для него характерно конденсированное состояние хромосом на протяжении всего митотического цикла. У эвгленовых хромосомы также конденсированы в интерфазе, но динофитовые в отличие от них имеют необычный химический состав хромосом. Считалось, что в их хромосомах отсутствуют гистоны, но к настоящему времени доказано, что это не так. Их гистоны не типичны для эукариотных клеток и содержатся в низких концентрациях, поэтому не формируются нуклеосомы, на которые накручиваются нити ДНК. Из-за этого ДНК динофит упакована иначе: она неоднократно спирализована, что приводит к образованию толстых нитей (рис. 296), хотя элементарные хромосомные фибриллы у динофитов в 3—4 раза тоньше, чем в хромосомах других эукариот. Соотношение основных белков и ДНК у динофит очень низкое, в пределах всего 0,08—0,13, т.е. почти на порядок отличается от большинства типичных эукариот, где оно близко к единице. ДНК динофитов имеет уникальное азотистое основание — 5-гидроксиметилурацил, замещающее 12—70 % тимина и обнаруженное только у бактерий. Наряду с этим ДНК динофлагеллат содержит 5-метилцитозин и необычный N^6-метиладенин. Организация и регуляция генов динофлагеллат очень отличается от большинства эукариот.

К одной из замечательных особенностей клеток динофит можно отнести большое содержание клеточной ДНК. Обычно одноклеточные эукариотные организмы содержат от 0,046 до 3 пг (пикограмм) ДНК на клетку, в то время как у динофитов количество ДНК много больше — от 3 до 250 пг, соответствуя приблизительно 3 000—215 000 Мб (в сравнении гаплоидный геном человека 3180 Мб, а гексаплоидный геном пшеницы 16 000 Мб). Число хромосом у динофитов может варьировать от 12—18 у *Prorocentrum balticum* до 260—280 — у *Ceratium hirundinlla* и 500—600 — у отдельных видов *Gymnodinium*. Не исключено, что виды с бóльшим числом хромосом могут быть полиплоидами, хотя имеются данные, опровергающие это мнение.

Динокарион имеется не у всех динофитовых. Так, у синдиниевых, являющихся внутриклеточными паразитами, ядра обычные эукариотные. В вегетативных клетках бластодиниевых и ноктилюковых также содержится простое эукариотное ядро, для которого

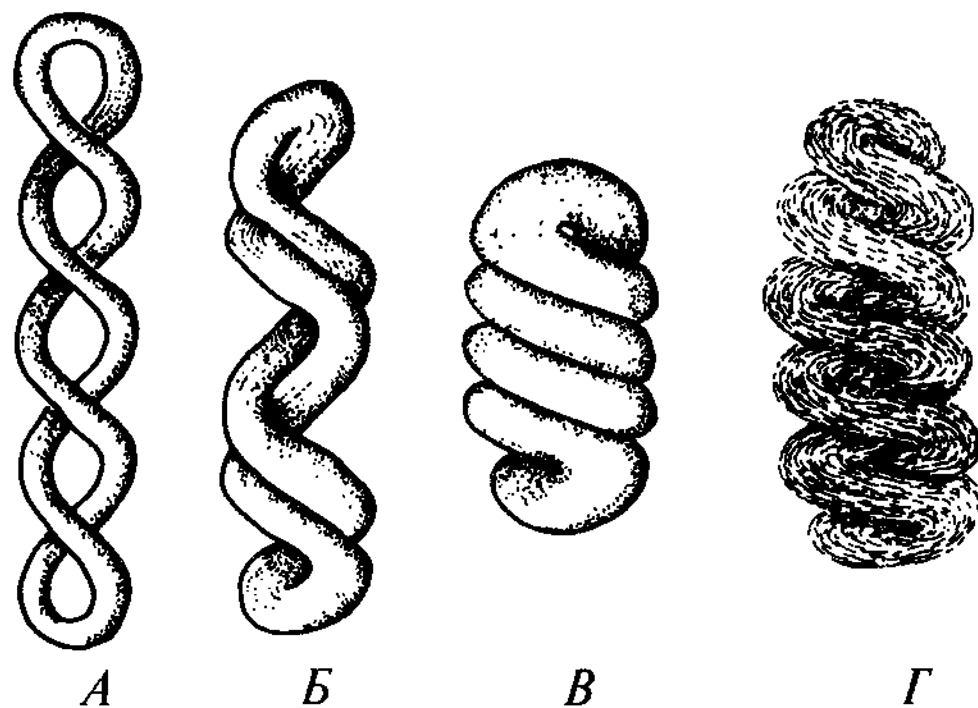


Рис. 296. Интерпретация структуры динофитных хромосом в интерфазе (C. Hoek van den et al., 1995).

Каждая хромосома — плотно свернутая двойная спираль. *А*, *Б* — менее плотно свернутая стадия; *В*, *Г* — плотно свернутая стадия

характерно наличие деконденсированных хромосом в интерфазе. В то же время в их клетках на других стадиях жизненного цикла, например в гаметах, присутствует динокарион. В ядре свободноживущего *Oxyrrhis marina* хромосомы менее конденсированы, чем в динокарионе. Они имеют гистоны и во время митоза формируется внутриядерное веретено деления.

Митоз. Отмечен ряд особенностей митоза. В ядре находится одно или несколько ядрышек, которые при митозе исчезают за исключением *Oxyrrhis*. Центриоли отсутствуют (митоз с центриолями известен для рода *Sindinium*). Оболочка ядра остается интактной во время митоза, и внутрь ядра возникают ее глубокие впячивания. Некоторые из них образуют туннели, проходя сквозь все ядро (рис. 297). В этих цитоплазматических каналах образуются микротрубочки. Среди них есть хромосомные микротрубочки и межполюсные. У хромосом отсутствуют центромеры. Они прикрепляются кинетохорами к ядерной мембране. Метафазная пластинка отсутствует. Деление ядра осуществляется перетягиванием его и ядрышек ядерной мембраной.

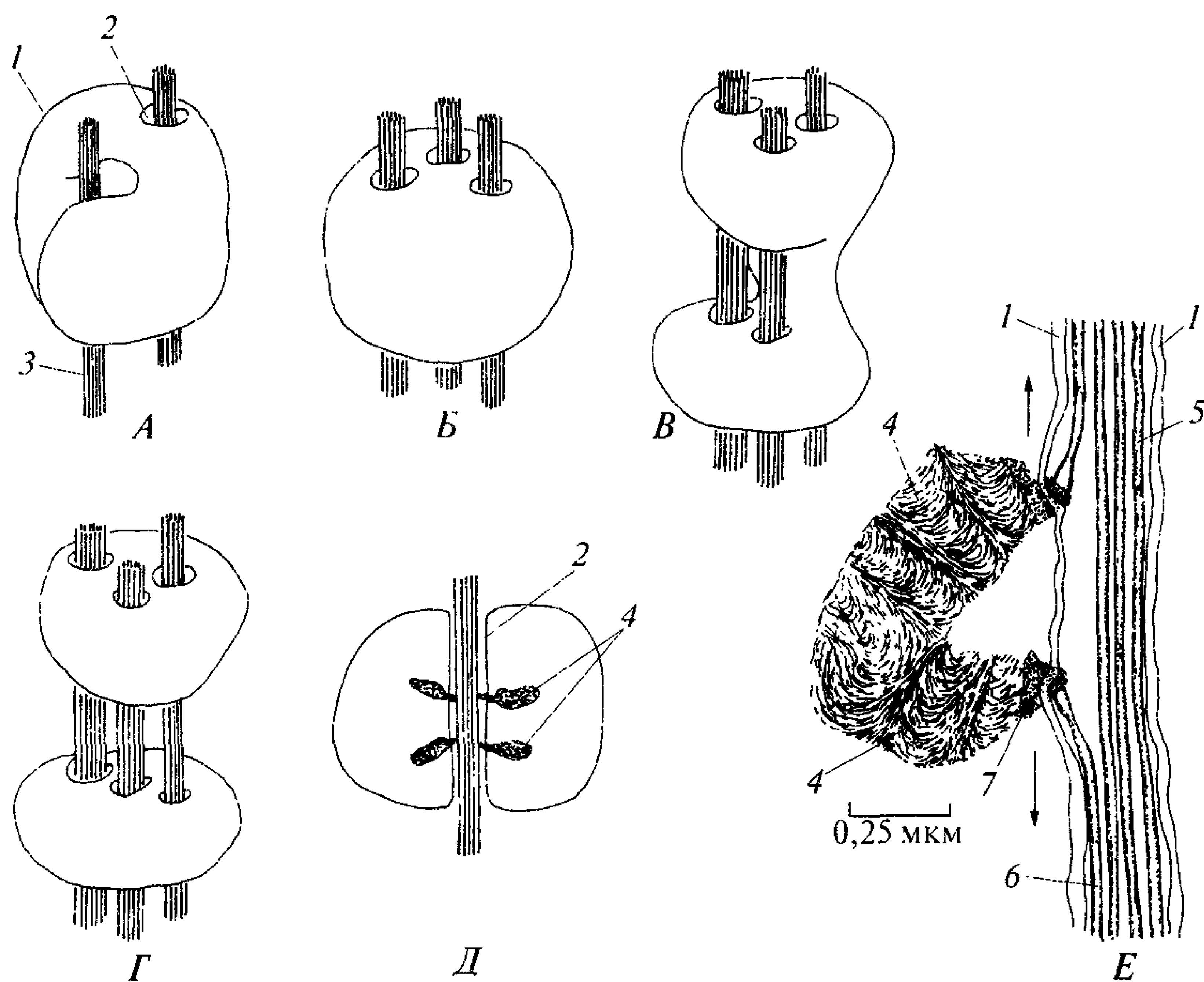


Рис. 297. Митоз у динофит (C. Hoek van den et al., 1995):

А, Б — ранний митоз: пучки микротрубочек погружаются в ядро, находясь в цитоплазматических каналах, которые проходят в ядро от одной стороны до другой; *В, Г* — анафаза: дочерние ядра образуются за счет перешнуровки оболочки ядра; *Д* — продольный разрез через одну долю анафазного ядра, показывающего две пары дочерних хромосом внутри ядра, которые прикреплены через ядерную оболочку к микротрубочкам веретена, лежащим в цитоплазматическом канале; дочерние хромосомы двигаются к противоположным полюсам веретена; *Е* — фрагмент цитоплазматического канала и пара дочерних хромосом, готовых к разделению; межполюсные и хромосомные микротрубочки веретена расположены в канале, кинетохоры прикрепляют дочерние хроматиды к хромосомным микротрубочкам веретена и двигаются к противоположным полюсам веретена, разделяя хроматиды; *1* — оболочка ядра; *2* — цитоплазматический канал; *3* — пучок микротрубочек; *4* — дочерняя хромосома; *5* — межполюсная микротрубочка веретена; *6* — хромосомная микротрубочка веретена; *7* — кинетохор

Хлоропласты. У динофит хлоропласты обычно дисковидные, но могут быть пластинчатые, лентовидные и другой формы, пристенные или радиально расходящиеся от центра клетки. Их количество в клетках варьирует от одного до многочисленных. Имеется пять типов пластид у динофит, каждый со своей собственной эволюционной историей, что делает эту группу среди эукариот недосягаемой по пластидным эндосимбиозам.

Наиболее часто у динофит встречают перидининсодержащие пластиды, окруженные тремя мембранами (см. рис. 24, *В* и 26, т. 1). Основной каротиноидный пигмент динофит поглощает световую энергию в сине-зеленой области спектра (470—550 нм) и вместе с хлорофиллом образует водорастворимый перидинин-хлорофилл-белковый светособирающий комплекс. В этих пластидах обнаружена форма II Рубиско, известная также для некоторых бактерий, состоящая только из двух больших субъединиц и кодирующаяся ядерным геномом. У ряда динофит с такими пластидами хлоропластный геном сильно редуцирован (осталось менее 20 действующих генов) и пластидная ДНК фрагментирована на отдельные кольцевые фрагменты размером 2—3 тыс. пар нуклеотидов, содержащие по одному гену. Такая форма хлоропластной ДНК и максимальная передача хлоропластных генов в ядро уникальна для водорослей.

Помимо перидинина в пластидах динофитовых присутствуют β-каротин, диадиноксантин, диноксантин и другие каротиноиды. Пиреноиды наблюдаются редко, в основном у неподвижных или панцирных форм. Они бывают различной формы: простой — внутри хлоропласта, сложный внутренний голый пиреноид, пиреноид, выступающий из хлоропластов в виде почки, и пиреноиды, сидящие на одной или нескольких ножках. Их функция неизвестна.

В настоящее время особый интерес вызывают происхождение и эволюция перидининсодержащих пластид. На основании филогенетического анализа генов 23S rRNA и *psb*A показано, что хлоропласты этого типа монофилетичны и, возможно, произошли от красных водорослей в результате вторичного эндосимбиоза, как у охрофитов и апикомплексов (см. рис. 26, т. 1). Но в последнее время ряд исследователей, основываясь на анализе последовательностей пластидкодируемых генов *psa*A, *psb*A и *rbc*L у различных красных водорослей, охрофитов, гаптофитов и динофитов, сделали вывод, что динофиты с перидинином и динофиты с производными фукоксантина формируют монофилетичную группу, которая является сестринской для гаптофитов. Основываясь на полученных данных, они полагают, что, во-первых, пластиды этих групп динофитовых произошли от общего предка; во-вторых, предком пластид был гаптофит, и пластиды перидининсодержащих динофитов произошли в результате третичного эндосимбиоза. Обе точки зрения на происхождение перидининсодержащих пластид имеют как противников, так и последователей.

Второй тип хлоропластов у динофит — пластиды видов *Karenia brevis* (ранее Gymnodinium breve), *K. mikimotoi* (=G. mikimotoi, G. nagasakiense) и *Karlodinium micrum* (=G. galatheanum), содержащие производные фукоксантина (см. рис. 26, т. 1). Эти пластиды покрыты тремя мембранами и содержат гексаноилфукоксантин и/или бутаноилфукоксантин, хлорофиллы c_1 и c_2, но у них отсутствует перидинин. Полагают, что эти пластиды произошли в результате третичного симбиоза с гаптофитами. Но нет единой точки зрения по вопросу, были ли

эти пластиды приобретены исходно гетеротрофными клетками или клетками после потери перидининсодержащих пластид.

Третий тип пластид, идущий от криптофит, известен для представителей из рода *Dinophysis* (см. рис. 26, т. 1). На их происхождение указывают как ультраструктурные особенности и состав пигментов, так и молекулярные данные — последовательности гена *psb*A и малой субъединицы рРНК. Но в отличие от криптофит пластиды у динофит покрыты двумя, а не четырьмя мембранами, и у них отсутствует нуклеоморфа. До сих пор не решен вопрос: являются ли эти пластиды постоянными либо клептопластами.

Четвертый тип пластид встречается у *Durinskia baltica* (=Peridinium balticum) и *Kryptoperidinium foliaceum* (=Peridinium foliaceum, Glenodinium foliaceum). Эти пластиды произошли от диатомовых водорослей в результате третичного эндосимбиоза (см. рис. 26, т. 1) и содержат фукоксантин как главный каротиноид. Пластиды отделены от динофитного хозяина единственной мембраной, под которой находится ядро, митохондрии, рибосомы и хлоропласты с хлоропластной эндоплазматической сетью, трехтилакоидными ламеллами, опоясывающей ламеллой, хлорофиллом c_1 и фукоксантином. В клетках этих динофлагеллат содержатся также трехмембранные структуры — производные сильно редуцированных перидининсодержащих пластид. Эти виды динофитов, возможно, представляют собой промежуточную стадию эндосимбиоза между поглощением эндосимбионта и его редукцией до маленького ядра (нуклеоморфы) и пластид, как в случае с хлорарахниофитами и криптофитами.

Пятый тип пластид известен по крайней мере у двух представителей динофитов, чьи хлоропласты произошли в результате вторичного эндосимбиоза с зеленой водорослью (см. рис. 26, т. 1). Зеленые пластиды у *Lepidodinium viride* и *Gymnodinium chlorophorum* покрыты только двумя мембранами, содержат хлорофиллы *a* и *b*, празиноксантин, ламеллы не собраны по три. Все эти особенности указывают на то, что они являются продуктом эндосимбиоза с зеленой празинофициевой водорослью.

Запасные вещества. Пресноводные формы динофит запасают преимущественно крахмал, который откладывается в цитоплазме, морские формы запасают липиды. Динофиты могут накапливать стеролы (более 35), отличаясь от других водорослей преобладанием 4-α-метилстеролов. Важный стерол некоторых морских динофитовых и организмов, у которых в качестве эндосимбионтов присутствуют динофитовые, — диностерол.

Особенности питания. Питание динофитовых может быть автотрофным, миксотрофным и гетеротрофным. Миксотрофия — один из самых распространенных типов питания в этой группе организмов. Полагают, что автотрофия в узком смысле у динофитов, по-видимому, практически отсутствует. Известно только менее 10 видов, не нуждающихся в готовых органических соединениях. Большинство же автотрофных динофитов — ауксотрофы, для их роста необходимы витамины группы В: B_1 (тиамин), B_{12} (цианокобаламин) и Н (биотин). Среди фотосинтезирующих динофитовых встречаются организмы, способные к фаготрофии.

Около половины известных видов динофит не имеют пластид и являются облигатными гетеротрофами с осмотрофным и фаготрофным способами поглощения. При фаготрофии, которая чаще встречается у динофитов, поглощенные твердые частицы перевариваются в пищеварительных вакуолях. Ис-

точником питания для них служат другие водоросли, в том числе и динофиты, простейшие, нематоды, личинки полихет, икра рыб. Для захвата пищевых частиц имеются специальные органеллы (рис. 298): стебельки (педункли), щупальца (тентакли), поршни (пистоны), вуали (паллиум).

Стебельки — небольшие подвижные пальцевидные выросты, расположенные у основания жгутиков в борозде некоторых динофитов. Полагают, что у фаготрофных видов они выполняют сенсорные функции, вовлеченные в процессы питания, а также функции прикрепления к субстрату.

Щупальца — более удлиненные образования, известные у *Noctiluca*, *Pronoctiluca*, *Pavillardia* и др. У гетеротрофных видов с их помощью происходит захват пищи и направление ее к клеточному рту (цитостому).

Поршень — более сложное устройство в виде полого цилиндрического выроста, с помощью которого пища подтягивается к цитостому. Он способен быстро удлиняться (в 15 раз может превышать длину тела), расширяться, а затем быстро сужаться и сокращаться. Поршень делает отверстие в клетке, которой питается, и ее цитоплазма через поршень движется в клетку динофлагеллаты. Такой поршень встречается у *Gymnodinium fungiforme*, зооспор *Pfiesteria piscicida*, фотосинтезирующей динофлагеллаты *Amphidinium cryophilum*.

Вуаль — псевдоподиальная мембрана, которая выходит из борозды вблизи жгутиковой поры и имеет вид ловчей сети, по размерам превышающей размеры самой клетки. Отдельные крупные клетки или колониальные диатомеи прилипают к этой сети, которая обволакивает их, и происходит высасывание содержимого добычи (рис. 298). Продолжительность такого внеклеточного пищеварения — 20—30 мин. Такая вуаль известна для некоторых представителей родов *Protoperidinium*, *Oblea* и *Diplopsalis*, причем виды *Protoperidinium* питают-

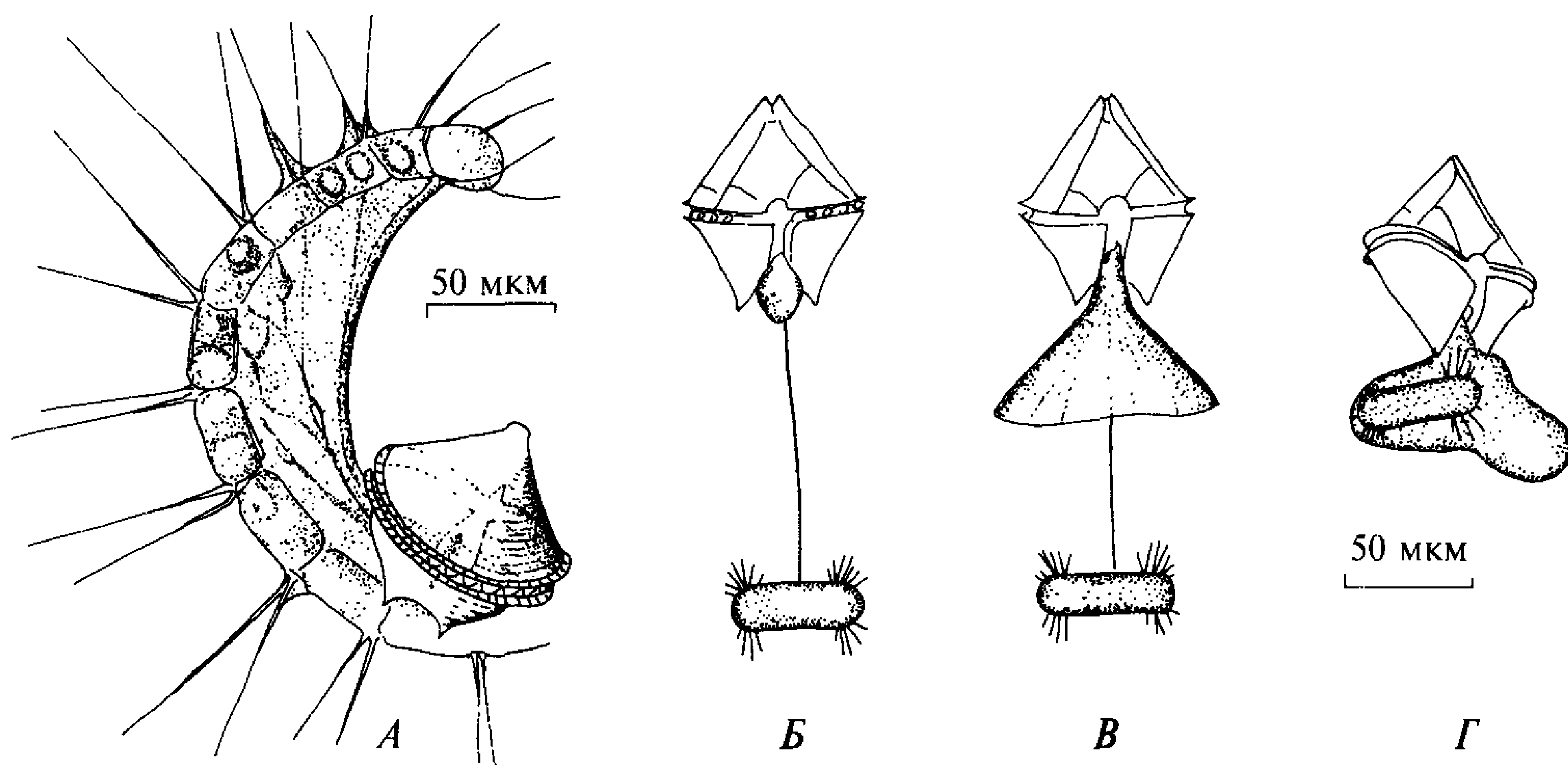


Рис. 298. Питание некоторых гетеротрофных динофлагеллат с использованием вуали (С. Hoek van den et al., 1995):

А — *Protoperidinium spinulosum* поглощает колонию центрических диатомей *Chaetoceros curvatus*; *Б*—*Г* — *Protoperidinium conicum* поглощает центрическую диатомею *Corethron hystrix* (*Б* — прикрепление филамента к диатомее; *В* — развитие псевдоподии из поры на борозде; *Г* — сокращение псевдоподии, содержащей диатомею)

ся преимущественно диатомеями и динофлагеллатами, а другие помимо диатомей могут использовать гаптофитов, празинофициевых и криптофитов.

Подвижность. Подвижные динофиты обладают фототаксисом. Их светочувствительная система плохо изучена, у них отсутствует флавиновый детектор света, связанный со жгутиком, такой, как у эвгленовых, охрофитов и др. *Стигма* (*глазок*) встречается более чем у 5 % динофит, из которых большинство — пресноводные представители. Но фототаксисом могут обладать и клетки, у которых она отсутствует. У динофит известно несколько типов стигм. Простейший глазок — это просто масса глобул, лежащих свободно в цитоплазме и не окруженных мембраной. Такой тип стигмы обнаружен у *Woloszynskia coronata*.

Другой тип стигмы — это ряд глобул, локализованных в хлоропласте, например у *Peridinium westii*. Третий тип представлен двумя рядами глобул, окруженных тройной мембраной, как у *K. foliaceum* (рис. 299, *А*). Полагают, что такой глазок — сильно редуцированный перидининсодержащий хлоропласт. Более сложный тип глазка, который встречается только у динофлагеллат, например у *Erythropsis* и *Nematodinium*. У *Erythropsis* стигма состоит из пигментного тела и стекловидной линзы, преломляющей свет. Линзовидное тело представляет собой группу строго упорядоченных пузырьков. У *Nematodinium* помимо линзовидного тела в основании стигмы находится ретиноид — чашеподобное образование, содержащее зоны определенным образом ориентированных фибрилл и зернистого содержимого. На самом дне ретиноида в один ряд расположены пигментные глобулы (рис. 299, *Б*). Свет попадает на линзу, фиксируется и концентрированным пучком через ретиноид направляется на пигментные глобулы.

Пузулы. Эти необычные органеллы встречаются только у динофит; они, возможно, служат для регуляции осмотического давления вместо пульсирующих вакуолей. Пузулы представляют собой впячивания цитоплазматической мембраны в форме мешка или трубки, вдающегося в полость клетки (см. рис. 294). У морских представителей от такого мешка отходят система каналов и пальцеобразные впячивания — везикулы (такие пузулы видны при световой микроскопии). У пресноводных форм пузулы найдены с помощью электронного микроскопа, они устроены проще и имеют вид одной крупной и не-

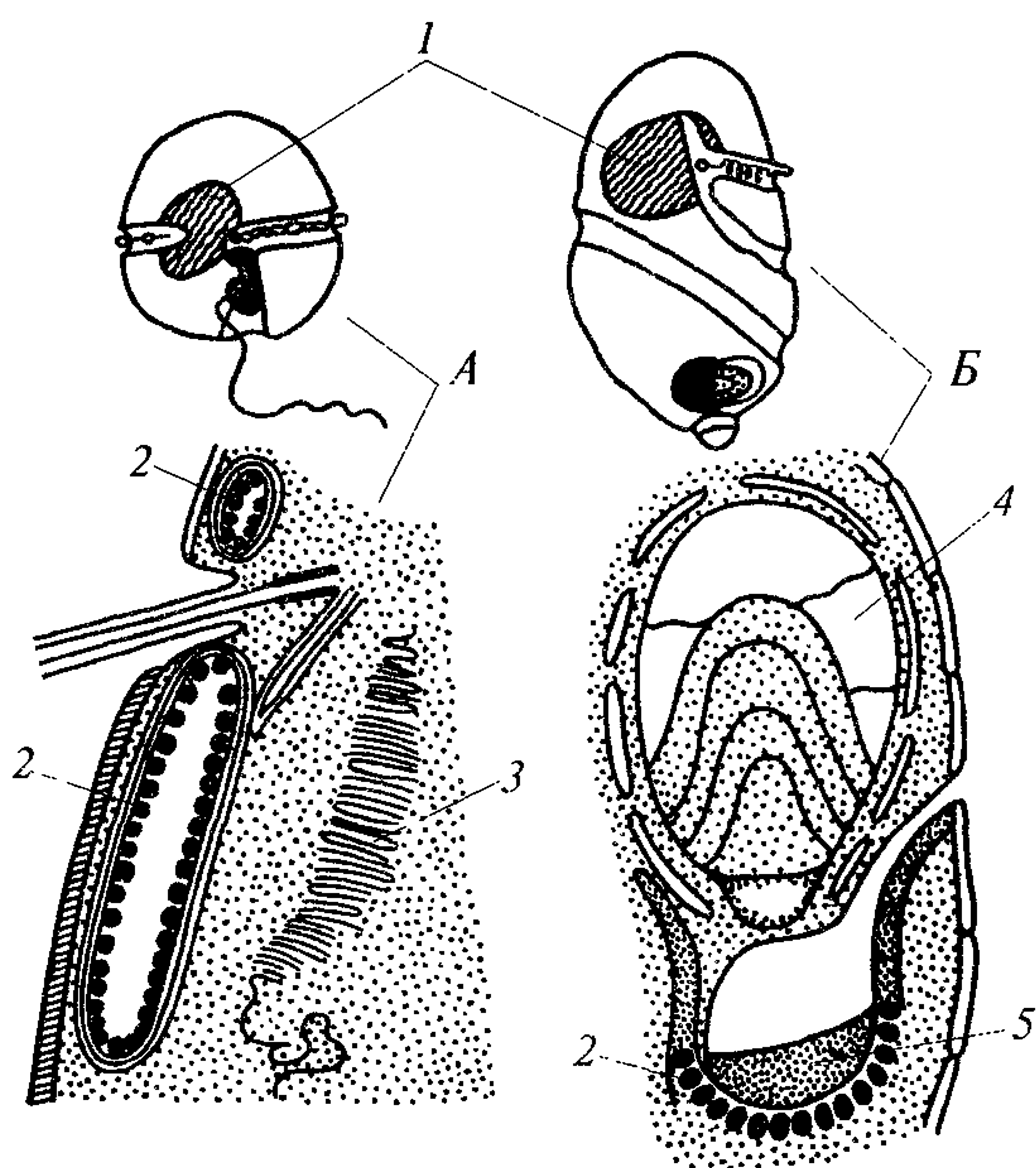


Рис. 299. Схема строения стигмы (Л.Л. Великанов и др., 1981):

А — *Kryptoperidinium foliaceum*; *Б* — *Nematodinium armatum*; *1* — ядро; *2* — пигментные глобулы; *3* — пластинчатое тело; *4* — линзовидное тело; *5* — ретиноид

скольких мелких вакуолей. У пузул отсутствует сокращение, которое наблюдается у сократительных вакуолей. Их содержимое изливается наружу через жгутиковые каналы без определенной периодичности. Обычно пузул две: одна, более крупная, расположена в передней части клетки, другая, меньшая, — в концевой части.

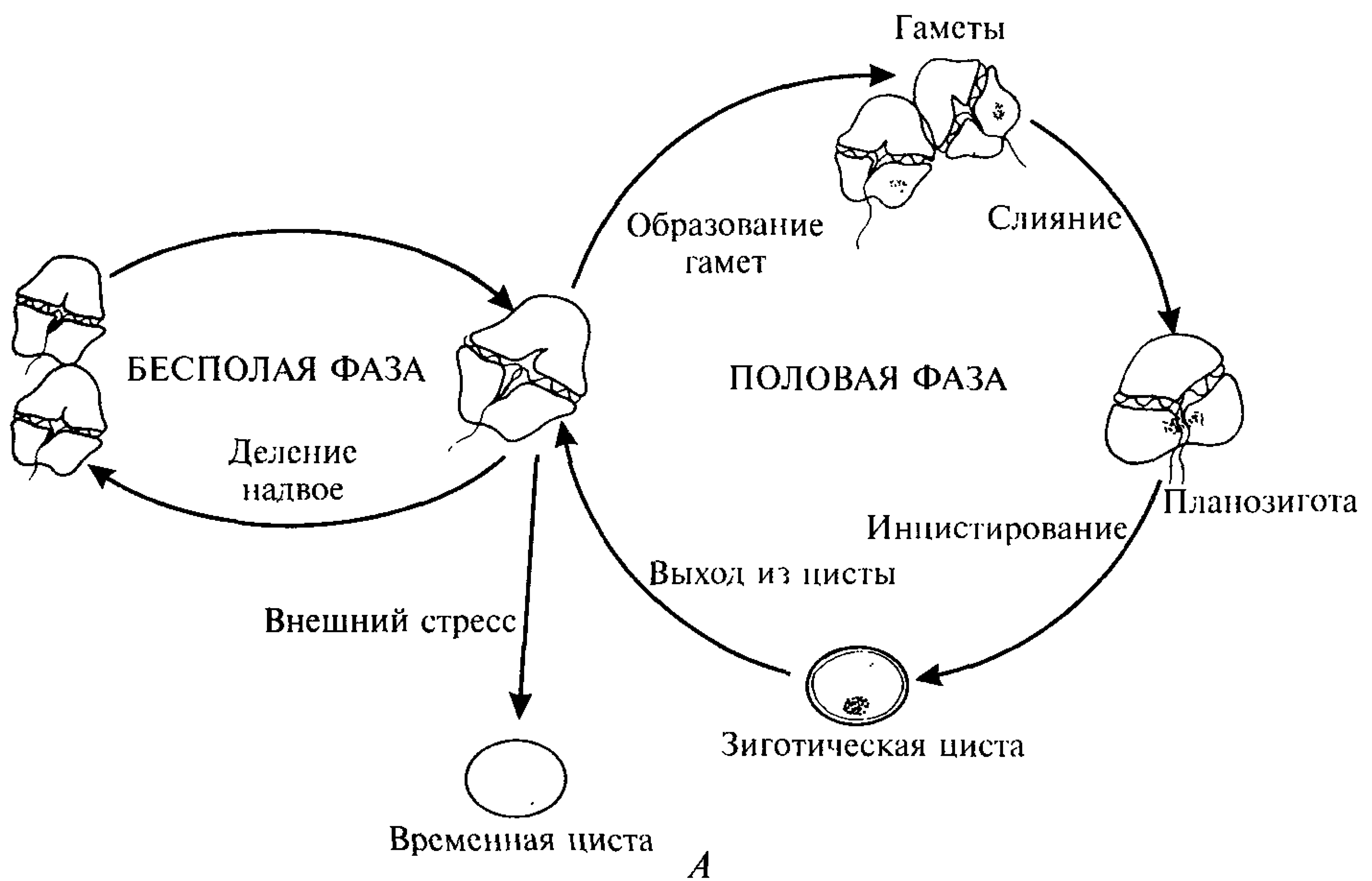
Сократительные вакуоли. Только у нескольких пресноводных динофлагеллат найдены сократительные вакуоли. Одна или две сократительные вакуоли встречаются у представителей семейства Protaspidaceae и на некоторых репродуктивных стадиях у представителей порядка Phytodiniales. У последних эти вакуоли исчезают при переходе на другую стадию жизненного цикла.

Стрекательные структуры. У динофитовых стрекальные структуры представлены трихоцистами, нематоцистами и мукоцистами. *Трихоцисты* (*экструсомы*) расположены чаще всего перпендикулярно поверхности клетки по ее периферии. Они состоят из тела и шейки, окружены одной мембраной (см. рис. 294). В трихоцистах находятся белковые фибриллы длиной в несколько микрометров, закрученные по спирали, которые при возбуждении выбрасываются через поры в текальных пластинках. Трихоцисты формируются в аппарате Гольджи и отличаются от эжектосом криптофит тем, что выбрасывают длинную поперечнополосатую нить квадратного или ромбовидного сечения. *Нематоцисты* образуются у некоторых родов динофлагеллат, например у *Polykrikos* и *Nematodinium*. Они крупнее, чем трихоцисты, достигают до 20 мкм в длину и напоминают аналогичные структуры (книдоциты) у кишечнополостных. *Мукоцисты* — простые мешки, которые выделяют слизь на поверхность клетки. Они близки к таким же структурам у эвгленовых.

Размножение. Размножение динофитовых осуществляется вегетативным, бесполым и половым путем. При *вегетативном* размножении клетки делятся пополам в продольном или наклонном направлении, при этом оболочка материнской клетки по-разному участвует в создании оболочек дочерних клеток. Например, клетки у беспанцирных флагеллат делятся пополам перетяжкой, и каждая дочерняя особь получает оболочку от материнской. У *Ceratium* панцирь материнской клетки раскалывается косой бороздой на две неравные части, таким образом, каждая из дочерних клеток получает часть оболочки материнской, а недостающие половинки достраиваются заново. У *Peridinium* тека материнской клетки сбрасывается, и дочерние клетки образуют новый панцирь. Иногда в результате деления дочерние клетки могут не расходиться, и тогда формируются колонии в виде цепочек. В зависимости от вида и условий среды вегетативное размножение может происходить каждые 1—15 дней.

Бесполое размножение у динофитов осуществляется с помощью зооспор и апланоспор.

При дефиците в среде азота и изменении температуры воды у динофитовых наблюдается *половое* размножение. У них известны три типа полового процесса: изогамный (рис. 300), гетерогамный и хологамный. Гаметы мельче вегетативных клеток, а у панцирных видов могут быть голыми. При слиянии гамет у большинства представителей образуется планозигота (рис. 300), которая может существовать достаточно долго. Чаще всего, в отличие от гаплоидных клеток, она имеет более крупные размеры; у нее сохраняются 2 задних жгутика. После длительного роста развитие планозиготы может идти в двух направлениях. Она либо превращается в покоящуюся клетку, период покоя которой



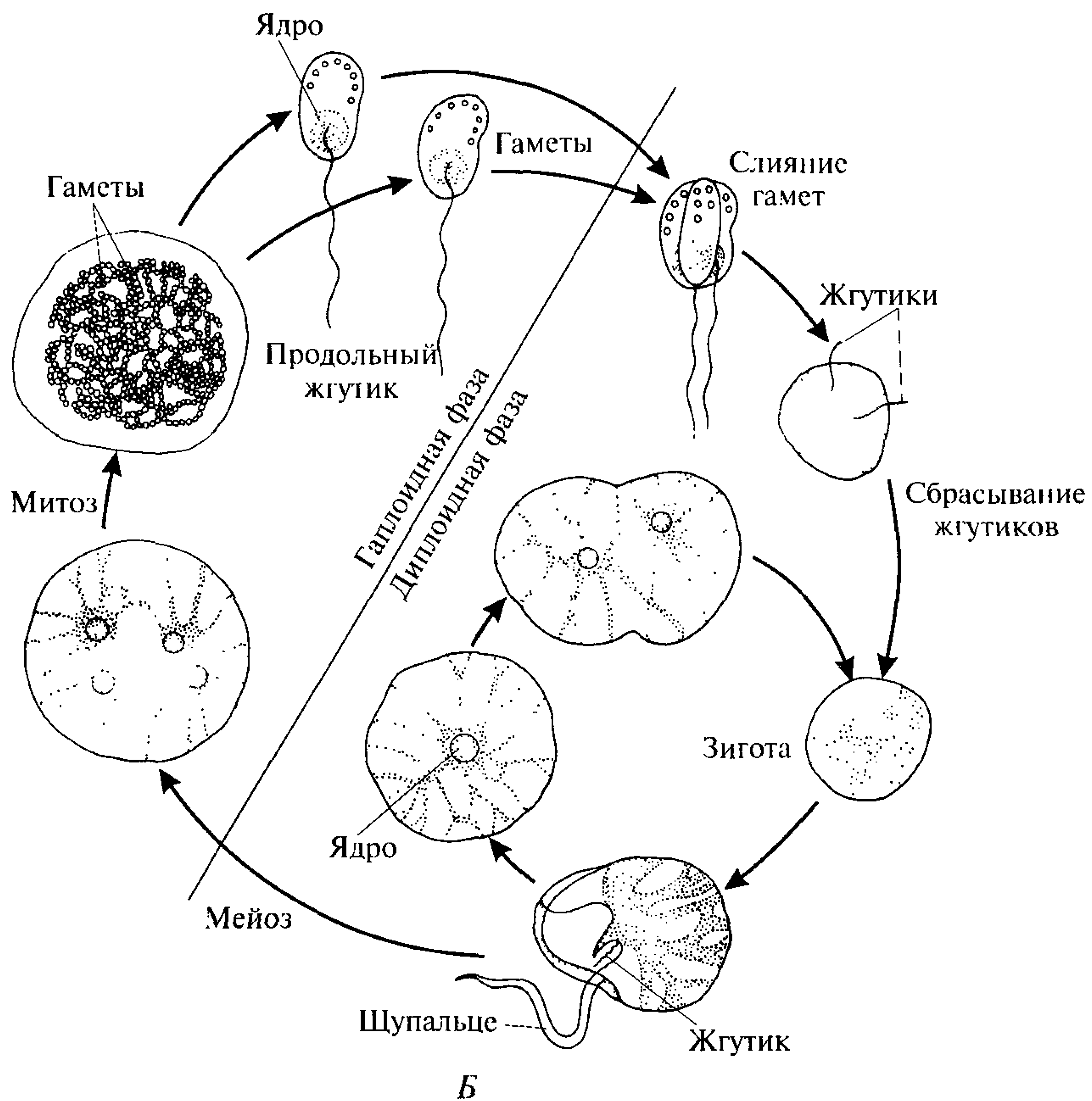


Рис. 300. Жизненные циклы динофит (G. R. South, A. Wittick, 1987):
А — жизненный цикл свободно живущей динофлагеллаты; *Б* — диплобионтный жизненный цикл *Noctiluca*

длится от нескольких часов до нескольких месяцев, либо, претерпевая мейоз, в подвижном состоянии продуцирует нормальные гаплоидные вегетативные клетки.

У гамет, чьи хлоропласты произошли от диатомей и гаптофит, сначала сливаются ядра самих клеток, затем сливаются эндосимбионты и их ядра.

При наступлении во внешней среде кратковременных неблагоприятных условий клетки динофит могут сбрасывать жгутики и превращаться в неподвижные временные споры (рис. 300). Продолжительность существования спор ограничена днями, реже месяцами, в отличие от покоящихся спор, которые могут сохраняться годами.

Для большинства динофлагеллат, у которых были изучены жизненные циклы, показано, что за исключением *Noctiluca* они гаплобионтные. Диплоидная стадия у них — только зигота (рис. 300, *А*). У *Noctiluca* жизненный цикл диплобионтный (рис. 300, *Б*). При гаметогенезе ядро делится мейотически, а затем митотически с образованием более 2 000 гамет. Одинаковые гаметы сливаются, а зигота после периода покоя развивается в вегетативную клетку.

Экологические особенности, распространение и значение. Эти характеристики динофит изучены еще недостаточно. Динофиты — важная группа фитопланктона в морских и пресных водах. Их значение прежде всего определяется тем, что они занимают второе место после диатомей как продуценты первичной продукции в прибрежных морских водах, являются пищей для различных простейших, коловраток, рыб. Большинство динофит (около 90 % видов) обитают в морских водах. Наибольшее их разнообразие и обилие наблюдаются в неритической части океанов, где более обильны биогены за счет смывов с берегов и апвеллинга. Обитают динофиты и в пелагиали (открытая вода) в тропических и субтропических зонах.

Плавающие клетки динофит способны *к вертикальной миграции* (миграция в столбе воды в течение суток). Они не двигаются беспорядочно в толще воды, а скапливаются на определенной глубине, которая может меняться в течение дня. Обычно скорость этих вертикальных миграций равна 1 м в час. Такое поведение дает динофлагеллатам преимущество перед другими неподвижными фитопланктонными организмами, позволяя быстрее реагировать на изменение освещенности и наличие источников питания в окружающей среде.

Уникальная особенность динофлагеллат — *биолюминесценция* (тип свечения живых организмов, при котором энергия химических реакций превращается в световую энергию). В основе биолюминесценции лежит реакция окисления люциферина с помощью фермента люциферазы. Она обнаружена примерно у 30 морских фотосинтезирующих видов динофлагеллат, относящихся к родам *Gonyaulax*, *Protogonyaulax*, *Pyrodinium*, *Pyrocystis*, *Ceratium*, и у некоторых бесцветных (*Noctiluca* и *Protoperidinium*). Причем, у одного и того же вида существуют биолюминесцентные и нелюминесцентные штаммы. Биолюминесцентные динофлагеллаты имеют сферические внутриклеточные структуры, называемые *сцинтиллонами*. Диаметр этих частиц — 0,5 мкм, они располагаются по периферии клетки и окружены мембраной. Сцинтиллоны возникают в аппарате Гольджи и содержат люциферин, люциферазу и люциферинсвязанные белки, причем pH среды влияет на способность люциферина связываться с белками или реагировать с люциферазой. Число сцинтиллонов в клетках ди-

нофит колеблется в течение суток, уменьшаясь днем и увеличиваясь ночью. Полагают, что биолюминесценция является приспособлением динофит против выедания их беспозвоночными животными.

По-видимому, большинство динофит — космополиты. Они найдены в северных, умеренных и южных широтах, но большего развития достигают в теплых водах, где обильны в течение всего года. В умеренных областях динофиты достигают максимума развития только поздей весной и летом. Как в морях, так и в пресных водах массовому развитию динофлагеллат предшествует массовое развитие диатомей. Среди динофит известны и криофильные формы, обитающие в снегу и придающие последнему красную органогенную окраску. Среди динофит значительно меньше эпифитов и типичных бентосных форм, чем планктонных видов.

По крайней мере 7 родов динофит из 4 порядков участвуют в *симбиотических ассоциациях*, причем одни из них являются хозяевами для многих симбиотических водорослей, другие же сами являются симбионтами различных животных. Так, динофиты могут иметь как экзо-, так и эндосимбионтов. Например, цианобактерии из родов *Synechocystis* и *Synechococcus* обитают на поверхности клеток бесцветных динофит *Citharister*, *Histioneis*, *Ornithocercus*, *Parahistioneis*. В качестве внутриклеточных симбионтов у динофит могут присутствовать криптофиты, зеленые и золотистые водоросли, бактерии. Например, в прибрежных водах Новой Гвинеи встречаются зеленые *Noctiluca*, в клетках которых отсутствуют хлоропласты, но содержатся 6 000—12 000 маленьких клеток зеленой водоросли *Pedinomonas*.

Важная группа — «*зооксантеллы*» — эндосимбионты многих беспозвоночных (простейшие, радиолярии, медузы, коралловые полипы, моллюски, турбеллярии и др.). По крайней мере 5 видов динофит, 4 из которых относятся к роду *Symbiodinium*, известны как зооксантеллы. Эти зооксантеллы покрыты тонкой оболочкой и способны к вегетативному размножению и образованию гимнодиниумподобных зооспор. Лучше всего из таких ассоциаций изучен симбиоз с рифообразующими кораллами. Его относят к мутуалистическому (оба организма извлекают выгоду) типу. Кораллы с зооксантеллами быстрее обызвествляются, что связано с фиксацией зооксантеллами углекислого газа в процессе фотосинтеза. Зооксантеллы могут отдавать хозяину до 50 % фиксированного углерода, большая часть которого поступает в виде глицерина, меньшая — в виде глюкозы, аланина и органических кислот. Хозяин, со своей стороны, снабжает динофит некоторыми органическими соединениями (мочевина, глицерофосфат, аминокислоты) и факторами роста.

Некоторые динофиты ведут паразитический образ жизни. Около 20 видов динофит — паразиты на рыбах, беспозвоночных и водорослях. Среди эктопаразитов, имеющих хлоропласты, широко распространен *Dissodinium pseudolunula* — паразит на яйцах копепод. Эктопаразиты, не имеющие хлоропластов, паразитируют на рыбах, яйцах копепод, диатомеях и других водорослях. Они относятся к родам *Chytriodinium*, *Paulsenella* и др. Два рода эндопаразитов яиц копепод *Blastodinium* и *Schizodinium* имеют хлоропласты. Эндопаразиты, лишенные хлоропластов, паразитируют в динофлагеллатах, сифонофорах, копеподах и др.

Развиваясь в массе, динофиты формируют «*красные приливы*». Во время этого явления накапливается большая биомасса этих водорослей и их пигменты

придают воде коричневатый или красный цвет. Случаи «красных приливов» были описаны еще в Библии. О «красных приливах» во время своих экспедиций упоминали Чарлз Дарвин, капитаны Кук и Ванкувер. Такие приливы вызываются как токсичными, так и нетоксичными видами. В то же время многие динофлагеллаты, формирующие токсичные приливы, не вызывают изменения окраски воды.

Токсичные приливы, вызванные массовым развитием динофлагеллат, приносят значительный ущерб хозяйствам, занимающимся разведением морских животных, приводят к массовому отравлению нередко со смертельным исходом у людей, вызывают гибель млекопитающих, птиц и рыб. Водо- или жирорастворимые токсины (рис. 301) цитолитического, гепатотоксичного или нейротоксичного действия образуют около 60 видов динофлагеллат, большинство из которых фильтруется из воды моллюсками при питании. Токсины накапливаются в моллюсках до уровня, летального для людей и животных, поедающих таких моллюсков. С токсинами связывают ряд заболеваний: *паралитическое* (PSP), *диаретическое* (DSP), *нейротоксическое* (NSP) и *азоспирацидное* (AZP) *отравления моллюсками*.

Еще одно известное заболевание, вызванное токсинами динофит, — *сигуатера* (CFP). Сигуатоксины образуют водоросли, прикрепленные к поверхности рифообразующих кораллов. Недавно выявлено еще одно заболевание (PEAS), связанное с токсичными динофлагеллатами, которые в массе развиваются в эстуариях. Это заболевание пока плохо изучено, но его связывают с *Pfiesteria piscicida* и близкородственными видами. Его симптомы — ухудшение памяти и обучаемости, повреждение кожи, респираторные явления, раздражение глаз — наблюдаются после пребывания людей в водах эстуарий, где присутствовали *Pfiesteria*-подобные организмы.

Паралитическое отравление моллюсками — наиболее широко распространенное заболевание, вызванное токсинами динофлагеллат. Токсины образуют представители родов *Alexandrium*, *Gymnodinium*, *Karenia*, *Pyrodinium* и др. Токсины относят к группе *сакситоксинов*, которых известно около 20 аналогов (помимо динофлагеллат такие токсины образуют цианобактерии и другие бактерии). Сакситоксины — небольшие органические молекулы с гетероциклом, содержащим несколько атомов азота (см. рис. 59), хорошо растворимы в воде, но не растворимы в органических растворителях. Свое название они получили от моллюсков *Saxidomus giganteus*, из которых были впервые выделены. Эти токсины блокируют натриевые каналы, через которые натрий поступает в нервные и мышечные клетки. Сакситоксины в 1 000 раз более ядовиты, чем цианид, и в 50 раз сильнее яда кураре. Симптомы паралитического отравления проявляются уже через 30 мин, а в тяжелом варианте отравления через 2—24 ч после приема отравленной пищи может наступить смертельный исход.

Диаретическое отравление моллюсками встречается преимущественно в умеренных широтах. Его вызывают токсины, которые продуцируют в основном планктонные виды динофлагеллат, в основном из родов *Dinophysis* и *Prorocentrum*. Эти динофлагеллаты собразуют окадаевую кислоту и близкие к ней соединения — динофизистоксины. Окадаевая кислота и динофизистоксины — длинные жирорастворимые молекулы, содержащие изопреноидные группировки (см. рис. 301). Окадаевая кислота впервые была выделена из губки

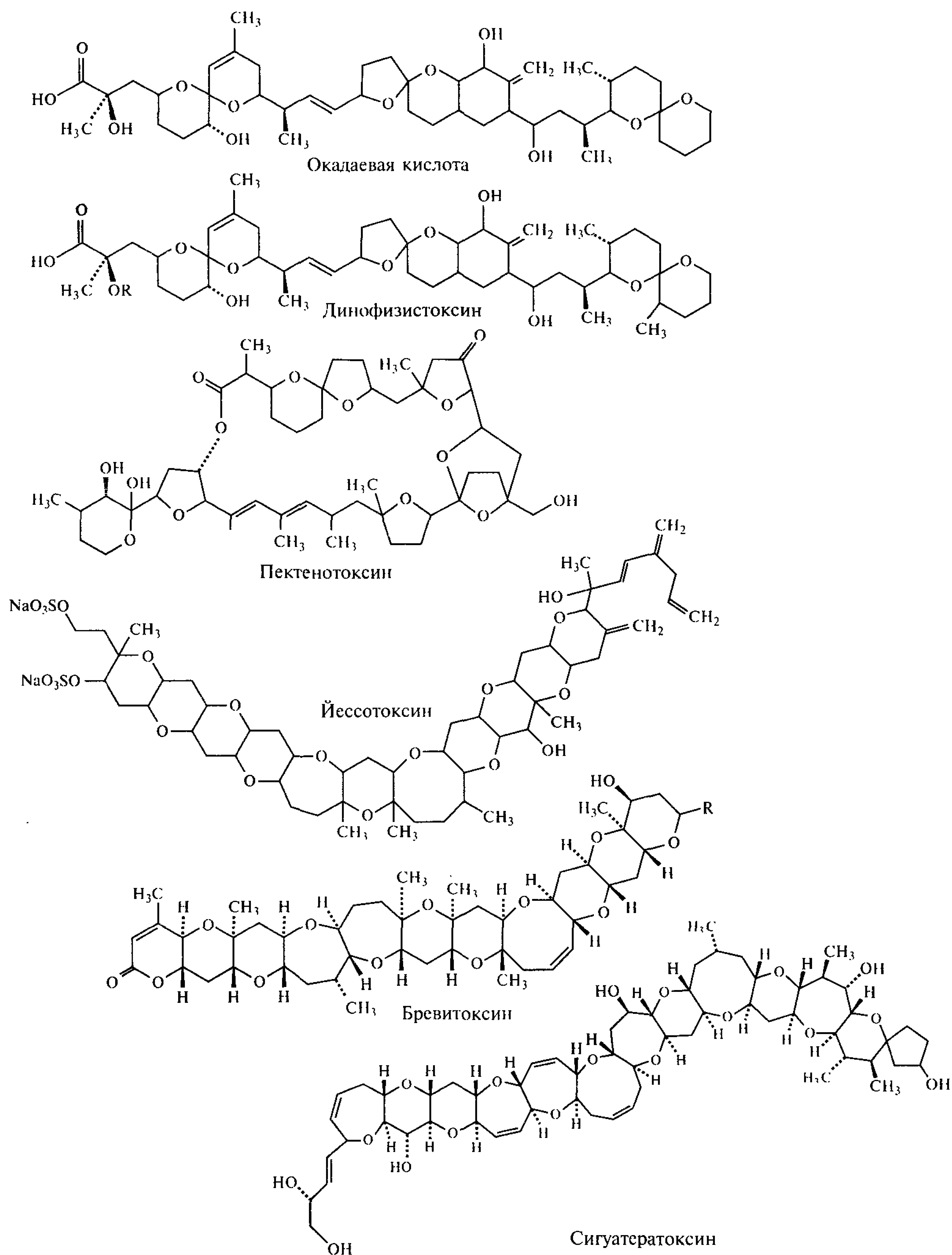


Рис. 301. Некоторые токсины динофит

Halichondria okadai, отсюда и получила свое название. Она является причиной многих отравлений в Европе, в то время как динофизистоксины — в Японии и Канаде. Смертельные случаи отравления человека этими токсинами не известны.

К этой группе токсинов относят *пектенотоксины* и *йессотоксины* (см. рис. 301). Последние найдены у *Gonyaulax grindleyi.*

Нейротоксичное отравление моллюсками вызывают бревитоксины, названные по динофлагеллате *Karenia brevis*. В химическом плане бревитоксины (см. рис. 301) — липофильные полиэфиры с 10 (бревитоксин — Б) и 11 (бревитоксин — А) кольцами. При поедании зараженных моллюсков у людей могут наступать провалы в памяти и паралич. Эти токсины могут вызывать массовую гибель рыбы и морских млекопитающих, причем даже тех, которые не питаются фильтраторами. Кроме того, бревитоксины, вдыхаемые вместе с аэрозолями в виде морских брызг, вызывают заболевания дыхательной системы у людей.

В последние годы пытаются предсказать вспышки развития этих динофлагеллат, используя данные слежения за перемещением пылевых облаков из Сахары. Эти облака обогащают воды Мексиканского залива железом, приводя к росту цианобактерий из рода *Trichodesmium*, которые активно фиксируют азот, переводя его в формы, доступные для роста и развития динофлагеллат.

Азаспирацидное отравление моллюсками вызывают недавно открытые у гетеротрофного вида *Protoperidinium crassipes* азаспирациды. Это жирорастворимые нейротоксины, симптомы отравления которыми можно спутать с диаретическим отравлением моллюсками. В опытах с клеточными культурами они ингибируют синтез белков и вызывают апоптоз.

Сигуатера — отравление, встречающееся преимущественно в тропических регионах при употреблении рыб коралловых рифов (групперы, барракуды, тунцеобразные и др.). Сигуатератоксины (по крайней мере 3 класса) устойчивы к нагреванию, жирорастворимые, высокоокисленные циклические полиэфиры (см. рис. 301). Их образует *Gambierdiscus* (Gymnodinium) *toxicus*. Симптомы отравления могут появляться в интервале от 30 мин и до 48 ч после приема рыбы, причем зараженную рыбу нельзя отличить ни по внешнему виду, ни по вкусу и запаху. Симптомы могут быть неврологическими и гастероинтестинальными. По некоторым оценкам, от этого заболевания ежегодно страдают 50 000 человек. Смертельные исходы редки (около 0,1 % случаев), причем большинство из них зарегистрировано в акватории Индийского океана.

Филогения. Существуют различные точки зрения относительно филогенетических связей динофитов. Так, Г. Клебс и А. Пашер сближали их с криптофитовыми и относили к одному отделу Pyrrophyta. В этом объеме пиррофитовые признаются иногда и в отечественной альгологической литературе, но большая часть альгологов не поддерживает этой точки зрения. В ряде учебников и руководств динофит относят в качестве класса в отдел хромофиты на том основании, что имеется хлорофилл *с*, отсутствует хлорофилл *b*, жгутики неравные по длине, в хлоропластах трехтилакоидные ламеллы. Однако динофиты отличаются от настоящих хромофит отсутствием трехчастных мастигонем на жгутиках, наличием динокариона, отсутствием опоясывающей ламеллы, наличием трехслойной, а не четырехслойной оболочки хлоропластов, иными продуктами ассимиляции. Поэтому многие исследователи относят их к самостоятельному отделу.

Наличие динокариона позволило некоторым авторам (Dodge J. D., Loeblich A. R.) высказать точку зрения о выделении динофит в качестве таксо-

на высшего ранга, и даже предлагалось (M. Herzog et al.) разделить эукариоты в широком смысле на две сестринские группы — мезокариоты и эукариоты в узком смысле, на том основании, что динофиты рано отделились от основной линии эукариот. Но в последние годы молекулярно-генетические исследования позволили говорить о вероятном ***вторичном упрощении*** динофит и их принадлежности к типичным эукариотам, и даже не к самым примитивным.

Эти данные указывают на значительную близость динофит с инфузориями, которые считаются наиболее высокоорганизованной группой среди Protozoa, и Apicomplexa (см. рис. 293). Все эти три группы организмов предлагается отнести к царству альвеолобионты (Alveolates).

Что касается определения связей внутри динофит, то они в большей степени затруднены. Филогенетический анализ с использованием последовательности ряда генов дает противоречивые сведения о связях основных групп динофит (перидиниевые, гимнодиниевые и пророцентровые), о положении ноктилюковых. Много вопросов вызывает определение базовой группы динофит. *Был ли их предок гетеротрофным? И если был, тогда наиболее примитивным* следует считать *Oxyrrhis*, которого и помещают в основание филогенетического дерева. Если предок имел теку, как перидиниевые динофлагелляты, тогда *Oxyrrhis* надо считать вторично упрощенным. Недостаточно ясна согласованность современных систем динофит с филогенетической историей группы. С одной стороны, молекулярные данные поддерживают выделение таких порядков, как Dinophysiales, Gonyaulascales, Suessiales. С другой стороны, не установлена монофилия для Noctilucales, Syndiniales. Порядок Peridiniales, *по-видимому, парафилетичный, а порядки* Blastodiniales, Gymnodiniales, Phytodiniales — полифилетичные.

Систематика и биоразнообразие. К динофитам относят 550 родов и 4 000 видов водорослей, из них более 2 000 современных видов и 2 000 ископаемых. Система динофит разработана недостаточно, что связано с неравномерной изученностью отдельных групп. Она независимо разрабатывалась ботаниками, которых более интересовали автотрофные представители, и зоологами, которых более интересовали гетеротрофные формы. Эти системы во многом отличаются друг от друга, даже объемом самого отдела. Нет единой точки зрения и на количество классов и порядков в нем; пересматриваются и объемы родов за счет выделения новых.

В ботанической литературе наиболее распространенными являются системы J. D. Dodge — с единственным классом Dinophyceae, и R. A. Fensome et al. — с четырьмя классами (Dinophyceae, Noctiluciphyceaea, Blastodiniaceae, Syndiniophyceaea). Эти системы отличаются главным образом объемами порядков перидиниевых и гимнодиниевых, которые J. D. Dodge понимал в большем объеме, и отсутствием в системе R. A. Fensome et al. порядков динотрихиевых и гленодиниевых в связи с пересмотром типов дифференциации таллома у динофит.

В данном учебнике принята система R. A. Fensome et al. (1993), которая включает порядки Blastodiniales, Desmocapsales*, Dinophysiales, Gonyaulascales, Gymnodiniales, Nannoceratopsiales*, Noctilucales, Peridiniales, Phytodiniales*, Prorocentrales, Pthychodiscales*, Syndiniales, Suessiales*, Thoracosphaerales* (порядки, отмеченные звездочкой, в учебнике далее не рассматриваются).

Класс синдиниофициевые — Syndiniophyceae

Порядок синдиниевые — Syndiniales

Порядок включает внутриклеточных паразитов, лишенных альвеол и теки. В их хромосомах имеются гистоны, митоз проходит с участием центриолей. Расселительной стадией служат двужгутиковые подвижные диноспоры.

Класс динофициевые — Dynophyceae

Организмы голые или имеющие целлюлозный панцирь, одноклеточные, реже колониальные, в большинстве случаев подвижные в вегетативном состоянии, хотя встречаются коккоидные и амебоидные формы. Клетки десмоконтные или диноконтные. У некоторых представителей имеется стигма. Автотрофы, миксотрофы и гетеротрофы. Свободноживущие или образуют симбиоз с различными беспозвоночными. Размножение вегетативное, бесполое и половое. Жизненный цикл гаплобионтный.

Порядок пророцентровые — Prorocentrales

Клеточная стенка разделена вертикально на две половинки, поясок отсутствует, жгутики прикреплены апикально. Хлоропласты имеются. Размножаются вегетативным и половым путем (изо- и хологамия).

Род пророцентрум — *Prorocentrum* (рис. 302, *А*, *Б*) — преимущественно морской род. Некоторые виды могут вызывать «красные приливы». Клетки более или менее овальные, с боков несколько уплощенные, лишены бороздок, длиной от 6 до 100 мкм. Две главные пластинки тек блюдцевидные; они смыкаются вдоль всего края за исключением их переднего конца, где в одной из них имеется выемка. В апикальной области располагаются ряд мелких толстых пластинок, довольно плотно соединенных друг с другом. От апикальных пластинок отходит характерный для рода шип или зубец. Главные текальные пластины гладкие, сетчатые или с шипиками, перфорированы порами трихоцист. Хлоропласты (один или два) желто-бурого цвета, окруженные трехмембранной оболочкой. Размножается в основном продольным делением, и каждая дочерняя особь получает половину материнской теки.

Порядок динофизидиевые — Dinophysidiales

Порядок включает одноклеточных представителей, клетки которых более или менее сжаты с боков, подвижные. Поперечная борозда сильно сдвинута вперед. Панцирь разделен вертикальным швом на две боковые половины. Тека состоит из целлюлозных пластин. Края поперечной и продольной борозд несут крыловидные выросты. Некоторые виды имеют хлоропласты. Размножение происходит продольным делением пополам, каждая из дочерних особей получает половинку панциря. Исключительно морские представители.

Род динофизис — Dinophysis (рис. 302, *В*). Края поперечной борозды направлены вперед, образуя воронку, скрывающую небольшую эпивальву. Продольная борозда несет крылья, различающиеся по размерам и форме. Некото-

рые виды формируют «красные приливы», встречаются в холодных морях и лиманах.

Порядок гониаулаксовые — Gonyaulacales

Клетки одиночные или собраны в колонии, панцирь несет выросты в виде рогов, шипов. Продольная бороздка расширенная.

Род гониаулакс — Gonyaulax (рис. 302, *Г*). Оболочка в виде более или менее грубого панциря с ясно различимыми пластинками, без больших роговых выростов, с шипами. При вегетативном размножении старый панцирь распределяется между дочерними клетками. Половой процесс изогамный. Образует покоящиеся цисты. Обитает в морях, в пресных водах встречается один вид. В последние годы некоторые виды выделены в новые роды, например в род *Alexandrium*, некоторые представители которого вызывают токсичные «красные приливы».

Род цераций — Ceratium (рис. 302, *З*, *И*). Оболочка в виде более или менее грубого панциря с ясно различимыми пластинками и большими роговыми

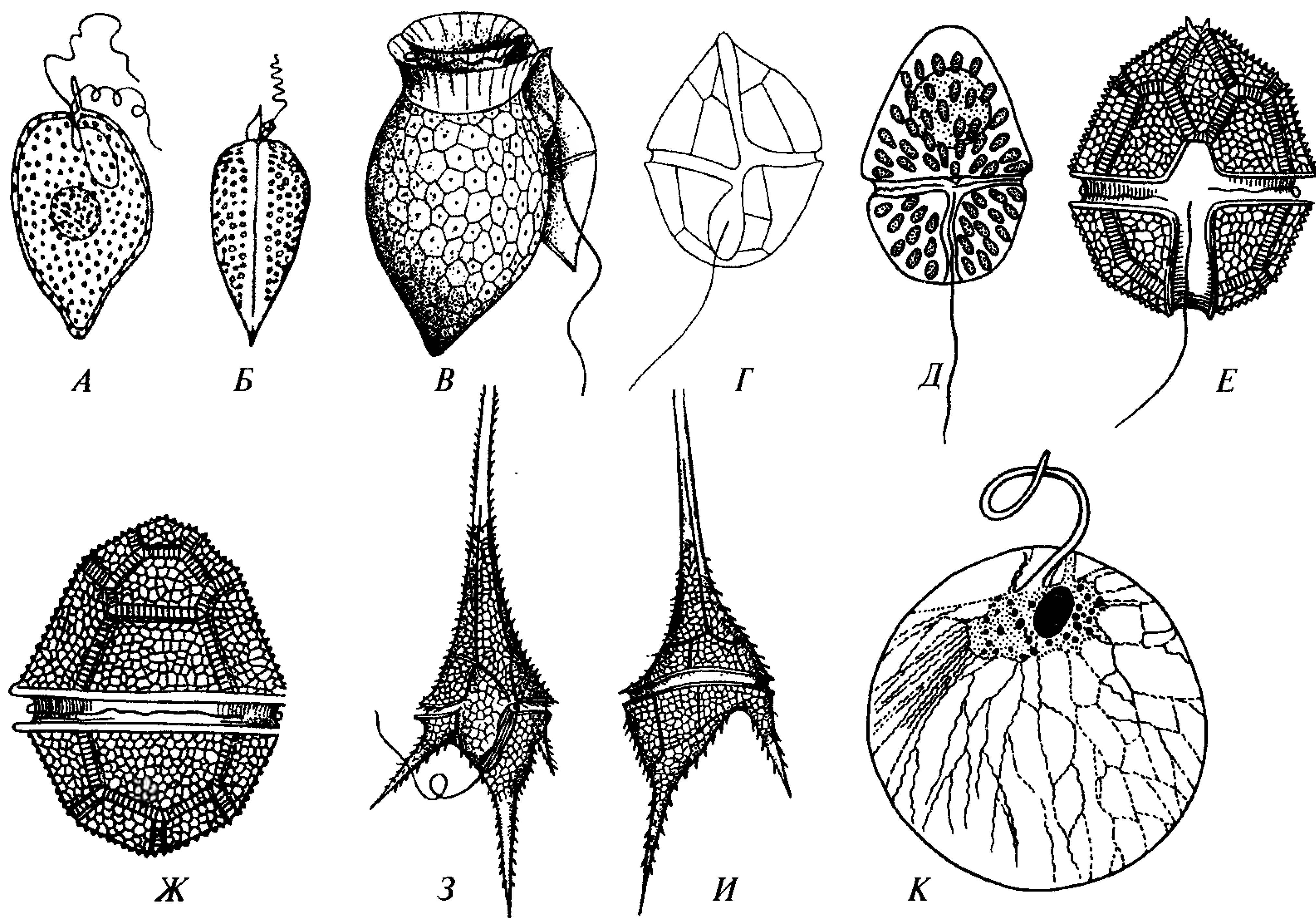


Рис. 302. Динофиты:

А, *Б* — *Prorocentrum* (*Б* — вид сбоку); *В* — *Dinophysis*; *Г* — *Gonyaulax*; *Д* — *Gymnodinium*; *Е*, *Ж* — *Peridinium* (*Е* — вид с брюшной стороны, *Ж* — вид со спинной стороны); *З*, *И* — *Ceratium* (*З* — вид с брюшной стороны, *И* — вид со спинной стороны); *К* — *Noctiluca*. (*А*—*Д* — по F. E. Fritsch, 1935; *Е*—*К* — по Л. Л. Великанову и др., 1991)

выростами (один передний и 2—3 задних). Большинство видов фотосинтезирующие, но способны к фаготрофии. Размножаются вегетативно, каждая из дочерних клеток получает часть материнского панциря. Половой процесс гетерогамный. Известно инцистирование. Большинство представителей морские, в пресных водах встречается 4 вида.

Порядок перидиниевые — Peridiniales

Панцирь состоит из многоугольных целлюлозных щитков, иногда с выростами в виде рогов или шипов. Поясок более или менее экваториальный. Преимущественно морские представители. Размножаются вегетативно и половым путем.

Род перидиниум — Peridinium (рис. 302, *Е, Ж*). Оболочка клеток в виде более или менее грубого панциря с ясно различимыми пластинками, без больших роговых выростов. При вегетативном размножении панцирь формируется заново. Половой процесс (изогамия) встречается при недостатке азота. Род почти исключительно пресноводный, но некоторые его представители встречаются в опресняемой прибрежной полосе морей и океанов. Морские виды сейчас относят к роду *Protoperidinium*.

Порядок гимнодиниевые — Gymnodiniales

Порядок включает подвижных, преимущественно морских организмов, которые производят впечатление голых клеток или покрыты нежной оболочкой, состоящей из неопределенного числа однородых ячей. Выросты на клетках отсутствуют. Размножаются делением в подвижном и неподвижном состояниях. Встречается и половое размножение. Кроме морских имеются и пресноводные виды. Полифилетичный порядок.

Род гимнодиниум — Gymnodinium (рис. 302, *Д*). Поперечная борозда проходит по середине клетки, она кольцевая или спиральная, но высота оборота спирали не более $^1/_5$ длины клетки. Продольная борозда может ограничиваться пределами гиповальвы или простираться на эпивальву. Оболочка бесструктурная. Окрашенные или бесцветные формы. Глазок имеется только у отдельных представителей. Размножение вегетативное, описан половой процесс. Виды главным образом морские планктонные, реже солоноватоводные и персноводные.

Класс бластодиниефициевые — Blastodiniphyceae

Порядок бластодиниевые — Blastodiniales

Паразитные морские организмы, обитающие или на поверхности, или внутри тела различных морских животных — ракообразных, крылоногих моллюсков, кольчатых червей, оболочников, и в клетках диатомовых водорослей. На определенных стадиях жизненного цикла динокарион отсутствует. Внутри тела хозяина они существуют как неподвижные или амебоидные клетки. Размножаются двужгутиковыми зооспорами типа гимнодиниум.

Класс ноктилукофициевые — Noctiluciphyceae

Включает единственный **порядок ноктилуковые — Noctilucales**, куда относятся исключительно морские представители с крайне специализированным типом строения, сложным циклом развития и гетеротрофным типом питания.

Род ночесветка — Noctiluca (рис. 302, *К*). Клетки голые, бесцветные, очень крупные (достигают 2 мм в диаметре), сферические. В цитоплазме расположена крупная вакуоль, которая увеличивает плавучесть. Типичные пластиды отсутствуют, но могут быть фотосинтезирующие эндосимбионты. У ночесветки отсутствуют бороздки, имеется один очень короткий жгутик, а возле него отходит длинное хвостообразное щупальце (рис. 302, *К*), служащее для улавливания добычи; имеется цитостом (клеточный рот).

Жизненный цикл диплобионтный, с гаметической редукцией (см. рис. 300, *Б*). Встречается вегетативное и половое (изогамия) размножение. У вегетативных клеток ядро типичное эукариотное и хромосомы не конденсированы в интерфазе, у гамет — динокарин с конденсированными хромосомами. Ночесветка обитает главным образом в теплых морях, где может формировать «красные приливы». Ее клетки способны к свечению.

ИМПЕРИЯ РАСТЕНИЯ — PLANTAE

Империя растения (рис. 55) включает фотосинтезирующие организмы, которые приобрели свои хлоропласты в результате первичного симбиоза, когда гетеротрофный предок захватил клетку цианобактерии. Впоследствии эта цианобактерия превратилась в хлоропласт. В таких хлоропластах оболочка состоит только из двух мембран и, как правило, отсутствует хлорофилл *c*. В империю входит царство Viridiplantae, объединяющее зеленые водоросли (в широком смысле) и высшие растения. Для этой линии характерно присутствие в хлоропластах хлорофилла *b* и крахмала. Сестринскую группу царства Viridiplantae формирует царство (подцарство, надотдел) красных водорослей, объединяющее красные и цианидиевые водоросли. В свою очередь в качестве сестринской линии «зеленые + красные» рассматривается группа глаукоцистофитовых водорослей.

Отдел глаукоцистофиты (глаукофиты) — Glaucocystophyta (Glaucophyta)

Отдел назван по типовому роду *Glaucocystis* (от греч. *glaukos* — сине-зеленый, *kystis* — мешок).

Общая характеристика

1. Одноклеточные и колониальные формы с монадным, коккоидным и пальмеллоидным типами дифференциации таллома.

2. Подвижные клетки со жгутиками неодинаковой длины, покрытыми двумя рядами тонких волосков.

3. Хлоропласты близки к одноклеточным цианобактериям; в их оболочке присутствует тонкий пептидогликановый слой. Хлоропласты окрашены в сине-зеленый цвет, так как зеленый хлорофилл *a* маскируется синими пигментами фикоцианином и аллофикоцианином. Эти пигменты расположены в фикобилисомах, лежащих на поверхности тилакоидов (рис. 303), как и у синезеленых и красных водорослей.

4. Тилакоиды не собраны в граны. Они одиночные и равноудаленные, как у цианобактерий и красных водорослей (см. рис. 24, *А*, т. 1; рис. 303).

5. Хлоропластная ДНК сконцентрирована в центре хлоропласта, как у цианобактерий. В центре хлоропласта обнаружены также полиэдральные тельца (карбоксисомы), в которых содержится фермент Рубиско.

6. Запасной продукт — крахмал, откладывается в виде гранул в цитоплазме.

7. Митохондрии с пластинчатыми кристами (см. рис. 22, *А*, т. 1).

8. Оболочка клеток состоит из плазмалеммы и расположенных под ней альвеол и микротрубочек. В клеточной стенке может присутствовать целлюлоза.

9. Размножение вегетативное и бесполое (зооспорами и автоспорами). Половое размножение не известно.

10. Обитают в пресных водах.

Этот небольшой отдел водорослей привлекает особое внимание исследователей в связи с уникальным строением хлоропластов, которые представляют собой особую древнюю ветвь пластид. Отдел содержит единственный класс Glaucocystophyceae с 9 родами: *Cyanophora*, *Glaucocystis*, *Gloeochaete*, *Archeopsis*, *Glaucocystopsis*, *Peliania*, *Strobilomonas*, *Cyanoptyche*, *Chalarodora*. Глаукоцистофиты обитают в пресных водах, в том числе в болотах, встречаются как планктонные формы, так и прикрепленные колонии. В пробах их легко отличить от других водорослей со схожей морфологией по наличию ярко-сине-зеленых пластид, а от синезеленых водорослей — по присутствию неокрашенной цитоплазмы.

Под клеточной мембраной клеток глаукоцистофит находятся уплощенные везикулы (альвеолы) (см. рис. 303). У одних представителей они содержат чешуйкоподобные структуры, у других — фибриллярный материал, у третьих, по-видимому, везикулы пустые. Сходные структуры встречаются по периферии клеток динофит. У глаукоцистофит с коккоидным типом дифференциации таллома в клеточной стенке содержится целлюлоза.

Жгутики. Монадные представители и стадии на переднем конце несут два неравных по длине жгутика. Жгутики глаукоцистофит имеют типичное для эукариот строение. На их поверхности в два ряда располагаются тонкие волос-

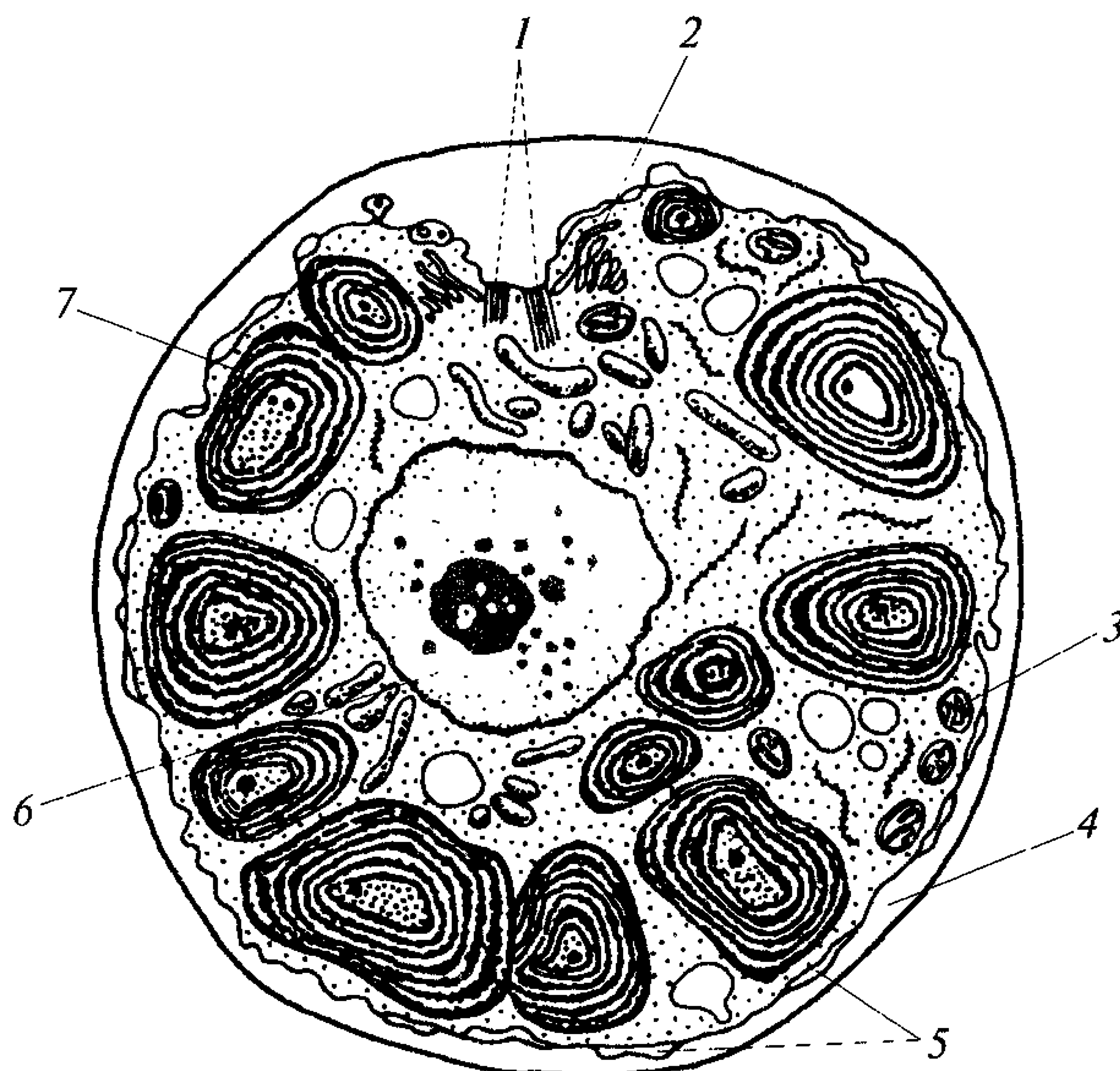


Рис. 303. Схема строения клетки глаукоцистофит (С. А. Карпов, 2001):

1 — базальные тела; *2* — аппарат Гольджи; *3* — митохондрия; *4* — клеточная стенка; *5* — альвеолы; *6* — ядро; *7* — хлоропласт

ки, напоминающие волоски на жгутиках некоторых зеленых водорослей и отличающиеся от трубчатых мастигонем охрофит. В корешковой системе жгутиков микротрубочковые корешки могут располагаться крестообразно, как у некоторых зеленых водорослей; для ряда представителей показано наличие многослойных структур, как у харовых. Несмотря на сходство с зелеными водорослями в строении жгутикового аппарата, глаукофиты не образуют с ними близкородственную группу.

Пластиды. Форма округлая или эллипсоидная. Окружены двумя мембранами, между которыми расположен ригидный слой, состоящий из муреина. Его толщина (около 7 нм у *Cyanophora paradoxa*) меньше, чем в среднем у цианобактерий. Именно наличие пептидогликана в оболочке пластид объясняет ингибирующее действие на пластиды глаукоцистофит β-лактамных антибиотиков. Так, добавление пенициллина к среде культивирования вызывает разрушение пластид. Их стенка лизируется также лизоцимом.

Тилакоиды несут на наружной поверхности полудисковидные фикобилисомы. Фикоэритрин и типичные для синезеленых водорослей каротиноиды (миксоксантофилл и эхиненон), возможно, отсутствуют. Каротиноиды представлены β-каротином, зеаксантином и β-криптоксантином.

В центре пластид расположены крупные одиночные или многочисленные мелкие карбоксисомы. В пластидах находятся полифосфатные гранулы.

Хлоропластный геном глаукоцистофит содержит ряд генных кластеров, типичных для цианобактерий, и кодирует ряд белков, которые не кодируются пластидами большинства водорослей. Он содержит гены, кодирующие обе субъединицы Рубиско, как у цианобактерий и водорослей, у которых отсутствует хлорофилл *b*, в то время как у высших растений, эвгленовых и зеленых водорослей ген, кодирующий малую субъединицу, входит в состав ядерного генома.

Длительное время хлоропласты глаукоцистофит рассматривали как эндосимбиотические синезеленые водоросли (*цианеллы*), живущие в клетке одноклеточных гетеротрофных эукариот. Одно время их считали переходной стадией между эндосимбиотическими цианобактериями и простыми пластидами красных водорослей, т. е. уже не цианобактериями, но еще и не пластидами. Однако размер генома хлоропластов глаукоцистофит оказался в 10 раз меньше гена свободноживущих синезеленых водорослей. Он включает около 140 000 пар нуклеотидов, что близко к размеру генома хлоропластов. В пластидах глаукоцистофит в отличие от цианобактерий отсутствует дыхательная цепь переноса электронов. Подобно пластидам других водорослей, они теряют способность к размножению вне клетки и не могут культивироваться, как цианобактерии, вне цитоплазмы хозяина. Вместе с тем в изолированном виде они сохраняют структурную целостность значительно дольше, чем изолированные хлоропласты высших растений, хотя скорость фиксации углекислого газа и выделения кислорода снижаются у них намного быстрее.

Сделанные открытия позволили заключить, что «цианеллы» глаукоцистофит — функциональные хлоропласты, а не эндосимбиотические цианобактерии. Но это не значит, что хлоропласты глаукоцистофит не произошли от эндосимбиотических цианобактерий. Строение оболочки (наличие пептидогликанового слоя, близость внутренней мембраны к плазмалемме цианобак-

терий), пигментный состав и сравнительный анализ нуклеотидных последовательностей ряда генов демонстрируют, что пластиды глаукофит являются продуктом первичного эндосимбиоза с цианобактериями. В результате такого симбиоза цианобактерии потеряли 90 % генома и способность к независимой жизни.

Филогения. Филогенетический анализ ядерных генов, кодирующих РНК цитоплазматических рибосом клетки-хозяина, свидетельствует о монофилии глаукоцистофит. Род *Glaucosphaera*, который одно время относили к глаукоцистофитам, на основании такого анализа следует поместить в красные водоросли. Он имеет и ряд морфологических особенностей, отличающих его от глаукоцистофит: отсутствие пептидогликанового слоя в оболочке хлоропласта, наличие R-фикоцианина и полное отсутствие жгутиков и базальных тел. С филогенией хозяйской клетки согласуется также положение пластид *Glaucosphaera* как сестринской группы красных водорослей.

Удивительно сестринское родство между глаукоцистофитами и криптофитами, показанное в результате такого филогенетического анализа, поскольку обе группы не имеют очевидного сходства по морфологическим и ультраструктурным характеристикам, исключая уплощенные митохондриальные кристы (такие кристы еще имеются у красных и зеленых водорослей, животных и грибов).

Несмотря на наличие многослойной структуры в жгутиковом аппарате и системы везикул под плазмалеммой, филогенетический анализ не обнаруживает никаких связей динофит с глаукоцистофитами. В то же время в ряде работ поддерживается точка зрения, согласно которой глаукоцистофиты рассматриваются как рано отделившаяся сестринская ветвь ствола «красные водоросли — зеленые водоросли — стрептофиты» в рамках царства растений.

Филогенетичесикий анализ хлоропластов глаукоцистофит, проведенный на основании сравнения последовательности SSU rDNA, показал монофилетичность их происхождения от общего предка, несмотря на вариации в размерах, форме и ультраструктуре. Хлоропласты глаукоцистофит представляют, по-видимому, архаичную ветвь пластид, которая после своего обособления слабо радиировала и не получила дальнейшего морфологического развития (см. рис. 26, т. 1). На примитивность пластид глаукоцистофит указывает отсутствие вспомогательных хлорофиллов (присутствует только хлорофилл *a*), наличие фикобилисом, одиночных и равноудаленных тилакоидов, карбоксисом, пептидогликанового слоя, генных кластеров и последовательностей в хлоропластном геноме, типичных для цианобактерий.

В отличие от пластид глаукоцистофит — другая ветвь, тоже обладавшая признаками примитивных пластид, стала эволюционным предшественником хлоропласта зеленых и красных водорослей. Филогенетическое дерево, построенное на анализе последовательности нуклеотидов 16S рРНК, подтверждает, что хлоропласты глаукоцистофит эволюционно находятся между цианобактериями и хлоропластами других водорослей.

Род цианофора — Cyanophora. Клетка на переднем конце несет два неравных жгутика (рис. 304, *A*): один направлен вперед от переднего конца клетки, другой назад. В клетке хорошо заметны две округлые пластиды. Размножается продольным делением пополам. Имеется отрицательный фототаксис (уплывает от яркого источника света).

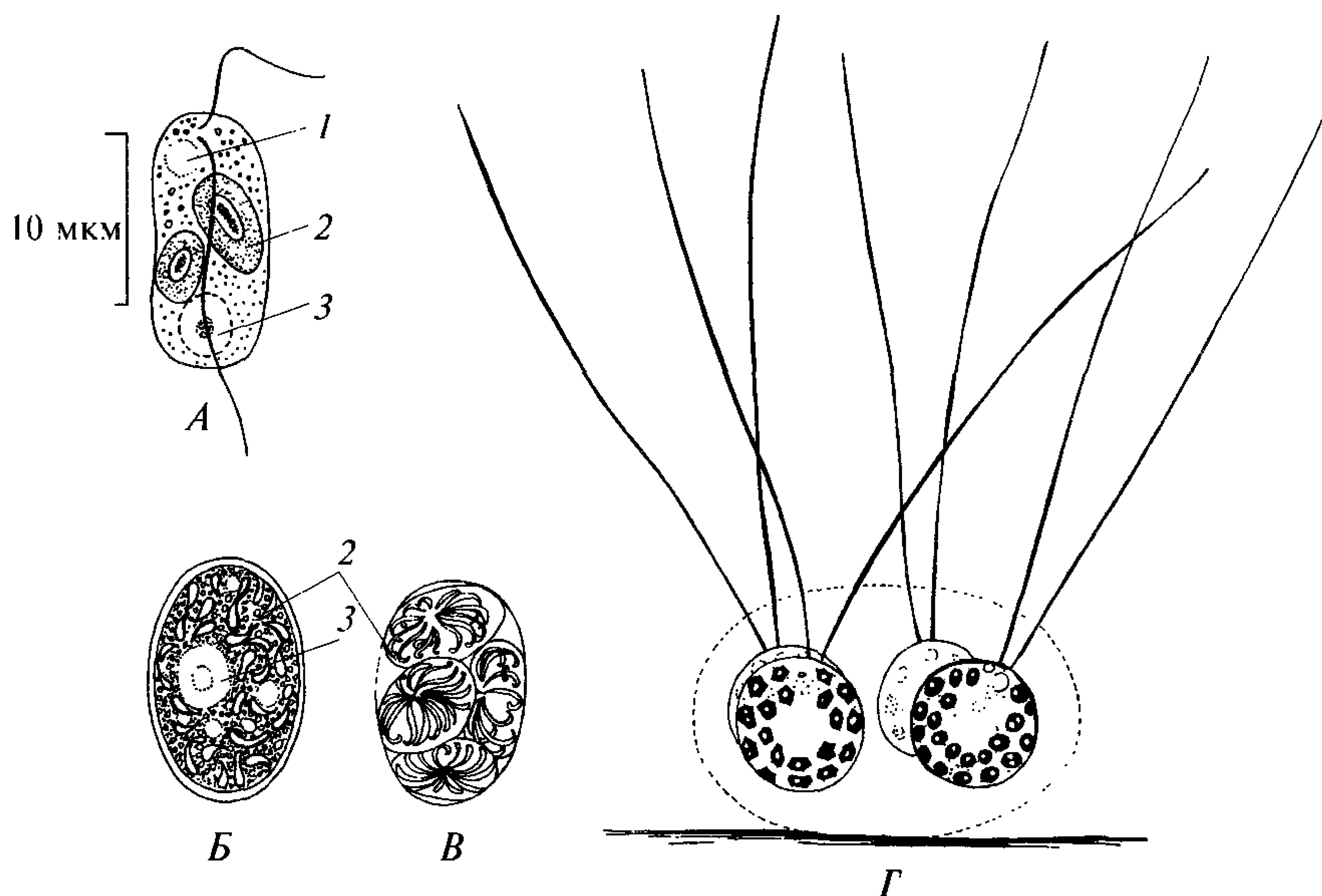


Рис. 304. Глаукоцистофиты:

А — *Cyanophora* (C. Hoek van den et al., 1995); *Б*, *В* — *Glaucocystis* (*Б* — внешний вид клетки, *В* — образование автоспор); *Г* — *Gloeochaete* (*Б*—*Г* по B. Fott, 1956); *1* — пульсирующая вакуоль; *2* — хлоропласт; *3* — ядро

***Род глаукоцистис* — *Glaucocystis*.** Колонии состоят из овальных дочерних клеток внутри материнской целлюлозной оболочки (рис. 304, *Б*). Внутри каждой клетки содержатся две группы пластид. В клетках обнаружены два редуцированных жгутика. Размножение водоросли происходит с помощью автоспор (рис. 304, *В*). Встречается в озерах с низким содержанием кальция.

Род глеохете* — *Gloeochaete — одноклеточные или колониальные (2—4 клетки) представители (рис. 304, *Г*). Клетки сферические, каждая с двумя длинными тонкими волосками (псевдожгутики), у которых отсутствует центральная пара микротрубочек. Похожие волоски имеются у зеленых тетраспоровых водорослей, к которым ранее относили этот род. Клетки заключены в слизь и прикреплены к нитчатым водорослям, листьям водных мхов или других макрофитов. Клеточная стенка не содержит целлюлозу. Пластиды чашеобразные. Бесполое размножение происходит с помощью зооспор. В корешковой системе жгутиков имеются 4 многослойные структуры.

Отдел красные водоросли, или багрянки (в широком смысле), — Rhodophyta (s. l.)

Название отдела происходит от греческого слова *rhodon* — розовый.

Общая характеристика

1. Одноклеточные, колониальные и многоклеточные организмы с коккоидным, нитчатым, гетеротрихальным, псевдопаренхиматозным и паренхиматозным типами дифференциации таллома.

2. Характерно полное отсутствие жгутиковых стадий в жизненном цикле.

3. Оболочка хлоропластов образована двумя мембранами, хлоропластная эндоплазматическая сеть отсутствует. Тилакоиды одиночные, равноудаленные, не собраны в ламеллы. Хлоропластная ДНК в виде маленьких нуклеотидов, разбросанных по всей строме хлоропласта (см. рис. 24, *А*, т. 1).

4. Из хлорофиллов присутствует только хлорофилл *a* (см. рис. 27, т. 1). Дополнительные пигменты фикоэритрин, фикоцианин и аллофикоцианин собраны в фикобилисомах (см. рис. 30, т. 1), имеются различные каротиноиды.

5. Основной запасной продукт — багрянковый крахмал, который откладывается в цитоплазме (см. рис. 31, т. 1).

6. Митохондрии с уплощенными кристами (см. рис. 22, *А*, т. 1).

7. Митоз полузакрытый, без центриолей (см. рис. 307).

8. Клеточная стенка чаще всего состоит из целлюлозы (структурная фракция) и пектиновых веществ (агар, каррагинан, агароза) аморфного матрикса.

9. Между клетками имеются поровые соединения (см. рис. 309, 310).

10. Преобладает гапло-диплобионтный жизненный цикл с тремя многоклеточными фазами, две из которых диплоидные.

11. Обитают главным образом в морях (обычно прикрепленные формы), реже встречаются в пресных водах.

Большинство красных водорослей — многоклеточные сложноустроенные организмы, и только наиболее примитивные представители имеют одноклеточное или колониальное слоевище. Форма тела багрянок весьма разнообразна: нитевидная (волосовидная или грубая), пластинчатая цельная или сложно рассеченная с дополнительными выростами по краю (*папиллы* — мелкие бородавчатые выросты, *пролификации* — более крупные, напоминающие по форме основные ветви), цилиндрическая (плотная или с полостью внутри, шнуровидная или в виде кустиков), корковидная (корки, пленки, прижатые к субстрату), коралловидная. Многообразие внешних форм сводится к нескольким типам дифференциации таллома: коккоидный, нитчатый, разнонитчатый, ложнотканевый и тканевый. Большинство красных водорослей имеет *псевдопаренхиматозные талломы*, возникающие за счет переплетения боковых ветвей либо одной оси, нарастающей апикально, либо многих таких осей. В первом случае говорят об *одноосевом строении* (рис. 305, *А*), во втором — о *многоосевом* (рис. 305, *Б*).

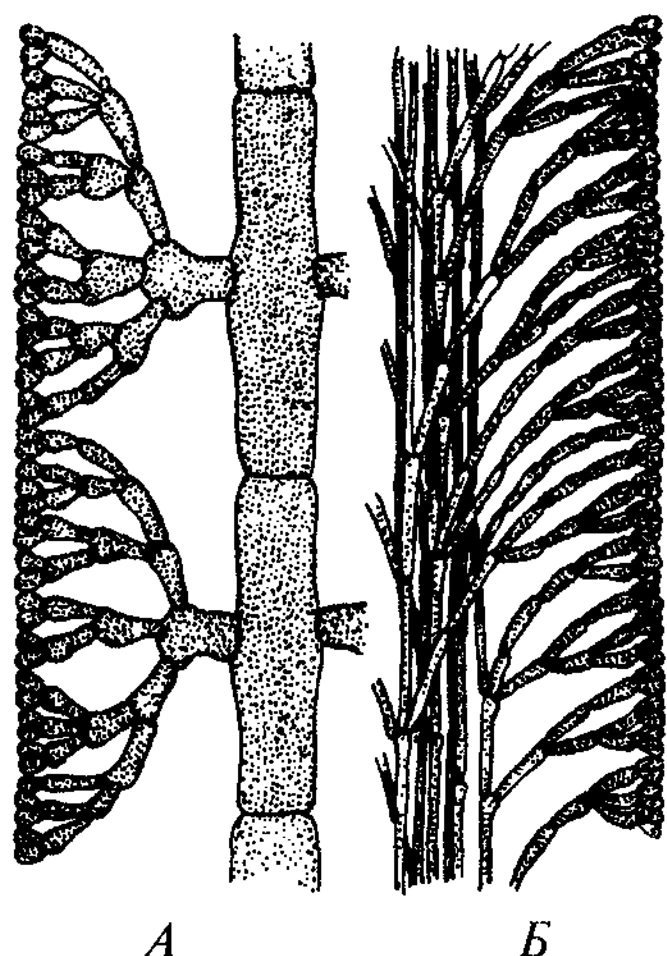


Рис. 305. Строение таллома (по W. Braune et al., 1974):
А — одноосевое; *Б* — многоосевое

Хлоропласты. Форма хлоропластов красных водорослей может быть различной. У большинства они расположены вдоль клеточных стенок — париетально. Эти пластиды бывают дисковидными и лентовидными с многочисленными переходами между ними. Только у нескольких родов красных водорослей хлоропласты звездчатые и занимают в клетке центральное положение. Форма хлоропластов может быть разная даже у одного и того же организма. Например, у видов рода *Ceramium* в крупных осевых клетках междо-

узлий хлоропласты вытянутые, лентовидные, а в мелких клетках коры на узлах они короткие, дисковидные. Форма хлоропластов может меняться в зависимости от возраста водоросли в связи с изменениями размеров клетки, при изменении условий освещения и аэрации. Некоторые красные водоросли имеют хлоропласты с пиреноидами, функция которых не известна.

Каждый хлоропласт окружен только своей собственной двухмембранной оболочкой. Толщина каждой мембраны 13 нм. Тилакоиды, как и у глаукоцистофит, в хлоропластах не собраны в группы и лежат на одинаковом расстоянии друг от друга. Толщина каждого тилакоида около 18—20 нм. Один или два тилакоида расположены обычно по периферии хлоропласта параллельно его оболочке.

Из хлорофиллов в пластидах красных водорослей присутствует только хлорофилл *a*, который маскируется дополнительными пигментами — красным фикоэритрином, синими фикоцианином и аллофикоцианином. Эти фикобилины (см. рис. 29, т. 1) локализованы на поверхности тилакоидов в фикобилисомах полусферической и полудисковидной формы. В полусферических фикобилисомах доминируют фикоэритрины, в полудисковидных — фикоцианины (см. рис. 30, т. 1). У цианобактерий фикобилисомы в основном полудисковидной формы, у красных такая форма характерна только для немногих представителей, например для *Porphyridium*.

Фикоэритрин у красных водорослей встречается по крайней мере в виде 5 форм (В-фикоэритрин I и II, R-фикоэритрин I, II и III), которые отличаются спектрами поглощения, хотя все имеют пик в зеленой области спектра (500—570 нм). Все пять типов случайно распространены среди различных групп красных водорослей. Фикоцианин встречается в форме R- и С-фикоцианинов с пиками поглощения при 615 и 620 нм, в то время как аллофикоцианин имеет пик при 650 нм. Все пики лежат в красной части спектра. Пресноводные багрянки содержат преимущественно фикоцианин, поэтому и окрашены в голубовато-зеленый цвет. Красные водоросли, которые обитают в очень сильно освещенных местах, могут быть окрашены в желтый, коричневый или черный цвет из-за присутствия в клетках большого количества различных фотозащищающих каротиноидов. Фикобилиновые пигменты водорастворимы и вымываются из клеток после отмирания водорослей.

Из дополнительных пигментов наиболее важны α- и β-каротин, лютеин и зеаксантин. У некоторых видов обнаружены антераксантин, виолаксантин, α- и β-криптоксантин.

Хлоропластная ДНК имеет вид маленьких, 1—2 мкм в диаметре, нуклеоидов, которые разбросаны по всему хлоропласту. Возможно, что каждый нуклеоид состоит из нескольких кольцевых молекул хлоропластных ДНК.

Полагают, что хлоропласты красных водорослей являются результатом первичного эндосимбиоза с цианобактерией. В то же время хлоропласты криптомонад, примнезиофит, охрофит и, возможно, большинства динофит произошли в результате вторичного эндосимбиоза путем внедрения в клетку эукариотного хозяина клеток красных водорослей (см. рис. 26, т. 1).

Запасные продукты. Основной запасной продукт — *багрянковый крахмал* (α-1,4-связанный глюкан) (см. рис. 31, т 1). В отличие от зеленых водорослей его зерна формируются в цитоплазме, а не в хлоропласте. Багрянковый крахмал, дающий с йодом ярко-красное окрашивание, состоит из неветвящейся

амилозы, которая входит также в состав крахмала зеленых водорослей, но у него отсутствует ветвящаяся амилопектиновая фракция.

Важный продукт фотосинтеза красных водорослей — низкомолекулярный углеводород *флоридозид*. Его содержание в талломах некоторых представителей может быть выше 10 % от сухого веса (см. рис. 31, т. 1). Он выполняет осморегуляторную функцию. Помимо красных водорослей, флоридозид встречается у синезеленых и криптофитовых водорослей. Его концентрация в клетках увеличивается с увеличением солёности среды.

Некоторые красные водоросли могут запасать многоатомные спирты.

Клеточная стенка. Клеточная стенка состоит из аморфного матрикса и фибриллярной фракции. Прочность клеточной стенке придают фибриллы из целлюлозы, которые у красных водорослей образуют неправильную сеть. У *Porphyra* и *Bangia* фибриллярная часть клеточной стенки состоит из β-1,3-связанного ксилана (полимер ксилозы), аморфная фракция состоит из маннанов, в то же время у спорофитов этих водорослей — стадия *Conchocelis* — фибриллярная фракция представлена целлюлозой, а аморфная состоит из галактанов.

Наиболее важными веществами полисахаридного аморфного матрикса являются агар, агароиды, каррагинан. Эти вещества могут быть экстрагированы горячей водой с образованием коллоидных растворов. Синтезируются они в цистернах аппарата Гольджи, транспортируются к клеточной поверхности в везикулах, а затем встраиваются в стенку. На их долю приходится до 70 % сухого веса клеточной стенки.

У ряда красных водорослей поверх клеточной стенки может располагаться кутикула, состоящая главным образом из белка.

Среди красных водорослей имеются представители с обызвествленными оболочками. Состав кальцинирующих соединений у них неодинаков: у одних это — кальцит (порядок кораллиновых), у других, например у *Liagora*, арагонит. Вместе с карбонатом кальция откладываются карбонаты магния и стронция. Инкрустироваться может часть таллома или весь таллом. В кальцинированных клеточных стенках некоторых красных водорослей встречается альгиновая кислота, которая входит в состав клеточных стенок бурых водорослей. Полагают, что кислые полисахариды (возможно, альгиновая кислота) могут выступать как центры кристаллизации в клеточных стенках.

Ядро. Клетки красных водорослей обычно одноядерные, но у флоридеевых наряду с одноядерными имеются и многоядерные (рис. 306). Ядра мелкие, диаметр самых мелких не превышает 1 мкм. Размер ядер зависит от типа клетки, ее возраста и местоположения в талломе. Гаплоидный набор хромосом варьирует в пределах 2 – 68 (–72), содержание ДНК — 0,22 – 2,85 пг. Для ядер красных водорослей известна *эндоредупликация* (репликация ядерного генома без митоза), приводящая к *полиплоидии* (кратное увеличение набора хромосом в клетках). Помимо полиплоидии у красных водорослей известна и *анеуплоидия* (клетка содержит измененное число хромосом, не кратное гаплоидному набору).

Митоз, мейоз и цитокинез. С помощью электронной микроскопии процессы деления ядра исследованы у ряда красных водорослей. Митоз относится к полузакрытому ацентрическому типу. На примере *Polysiphonia* показано, что на стадии ранней профазы на одном из полюсов будущего веретена образуется полярное кольцо в виде темноокрашенной структуры (рис. 307, *А*). Другое

АПИКАЛЬНАЯ КЛЕТКА УСЛОВИЯ	Одноядерная апикальная клетка Неполиплоидное ядро			Многоядерная апикальная клетка Неполиплоидные ядра	Одноядерная апикальная клетка Полиплоидное ядро
ПРОИЗВОДНАЯ КЛЕТКА	Многоядерность	Одноядерность	Одноядерность	Многоядерность	Многоядерность
УСЛОВИЯ	Неполиплоидные ядра	Полиплоидное ядро	Неполиплоидное ядро	Неполиплоидные ядра	Окончательно неполиплоидные ядра
ПРИМЕРЫ	*Seirospora* *Callithamnion* *Iridaea* *Gigartina* *Chondrus*	*Microcladia* *Antithamnion* *Scagelia* *Wranqelia* *Antithamnionella*	*Acrochaetium* *Rhodochorton*	*Callithamnion paschale* *Pleonosporium* *Griffithsia* *Bornetia* *Minium*	*Dasya* *Polysiphonia* *Bostrychia* *Neorhodomela* *Laurencia*

Рис. 306. **Вариации у красных водорослей по числу ядер в апикальных и других клетках и наличию или отсутствию полиплоидии** (L. E. Graham, L. W. Wilcox, 2000)

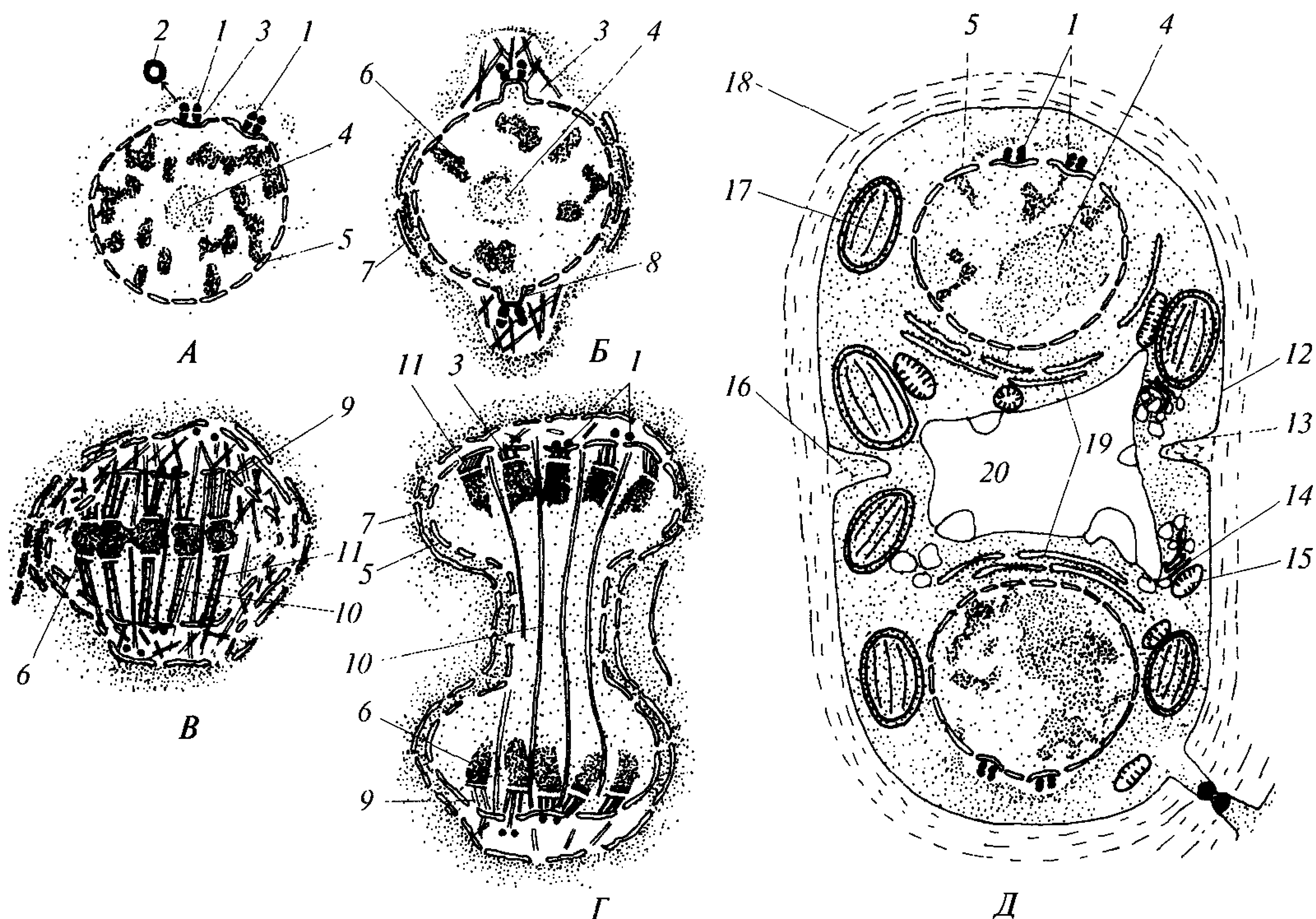


Рис. 307. Митоз у *Polysiphonia* (C. Hoek van den et al., 1995):

А — ранняя профаза; *Б* — поздняя профаза; *В* — метафаза; *Г* — анафаза; *Д* — поздняя телофаза: *1* — полярное кольцо; *2* — полярное кольцо (вид сверху); *3* — зона, свободная от рибосом; *4* — ядрышко; *5* — оболочка ядра; *6* — хромосома; *7* — перинуклеарная эндоплазматическая сеть; *8* — выпячивание ядерной оболочки; *9* — хромосомные микротрубочки; *10* — межполюсные микротрубочки; *11* — кинетохор; *12* — плазмалемма; *13* — впячивание плазмалеммы; *14* — аппарат Гольджи; *15* — митохондрия; *16* — молодая поперечная клеточная стенка между дочерними клетками; *17* — хлоропласт; *18* — клеточная стенка родительской клетки; *19* — эндоплазматическая сеть; *20* — вакуоль

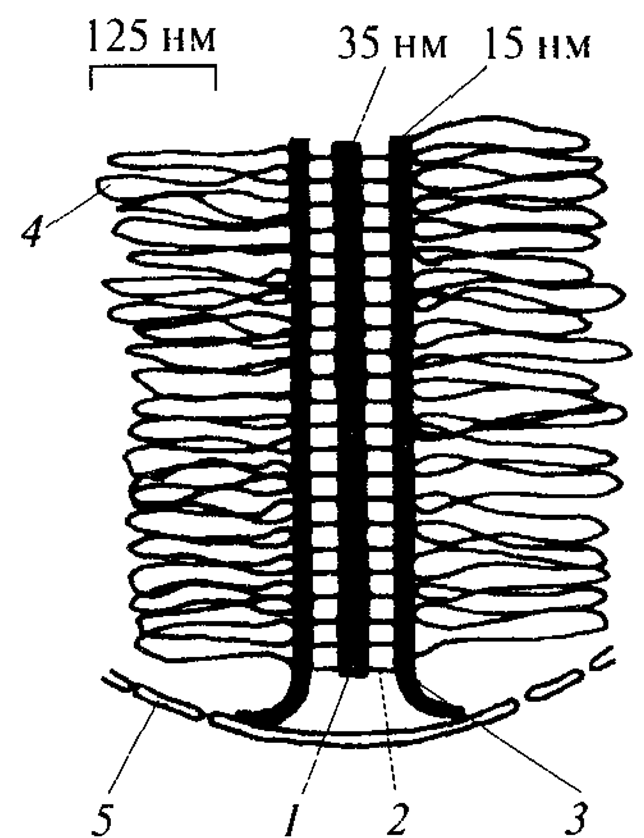
полярное кольцо мигрирует вокруг ядра к противоположному полюсу веретена. В поздней профазе полярные кольца располагаются на полюсах будущего веретена, прилегая к небольшим выпячиваниям ядерной оболочки, и окружены зоной, свободной от рибосом (рис. 307, *Б*). В этой зоне начинают формироваться микротрубочки. Вокруг ядра развивается перинуклеарный эндоплазматический ретикулум, ядрышко исчезает.

В метафазе (рис. 307, *В*) хромосомы выстраиваются в метафазную пластинку, к ним с помощью кинетохоров прикрепляются микротрубочки веретена. Хромосомные и межполюсные микротрубочки не сходятся в области полярных колец, поэтому полюса веретена широкие. Ядерная оболочка остается интактной, хотя и перфорирована крупными порами; на полюсах формируются отверстия. Между ядром и перинуклеарным эндоплазматическим ретикулумом располагаются перинуклеарные микротрубочки.

Межполюсные микротрубочки существуют во время поздней анафазы (рис. 307, *Г*) и ранней телофазы; телофазное веретено удлиняется. В поздней телофазе между образовавшимися ядрами закладывается вакуоль (рис. 307, *Д*).

Рис. 308. Структура синаптонемного комплекса (C. Hoek van den et al., 1995):

1 — центральный элемент; *2* — поперечный элемент; *3* — боковой элемент; *4* — хроматиновые петли; *5* — оболочка ядра



Цитокинез идет за счет впячивания цитоплазматической мембраны. На месте вакуоли формируется септальная пора, которая закрывается белковой поровой пробочкой.

Митоз у одноклеточных красных водорослей имеет ряд особенностей: отсутствие перинуклеарной оболочки, образование очень широких полярных отверстий, появление в поздней анафазе характерной межзональной зоны, слабая дифференциация кинетохоров и прикрепление к ним только одной микротрубочки.

Мейоз у красных водорослей доказан цитологически по наличию синаптонемного комплекса в молодых тетраспорангиях. Синаптонемный комплекс имеет такую же структуру, как и у других эукариот (рис. 308). Он состоит из длинной центральной части, к которой с каждой стороны прикрепляются гомологичные хромосомы. Центральная часть белковая и состоит из центрального элемента, с каждой стороны которого располагаются в два ряда поперечные элементы. С другой стороны поперечных элементов находятся боковые элементы, к которым прикрепляются петли хроматина хромосом (см. рис. 308). Концы боковых элементов прикреплены к внутренней мембране ядерной оболочки.

Поровые соединения. Наличие поровых соединений — отличительная особенность красных водорослей, имеющая значение для выделения порядков. Встречается два типа поровых соединений — первичное и вторичное (рис. 309). Первичное поровое соединение (рис. 309, *А*—*В*) формируется между двумя

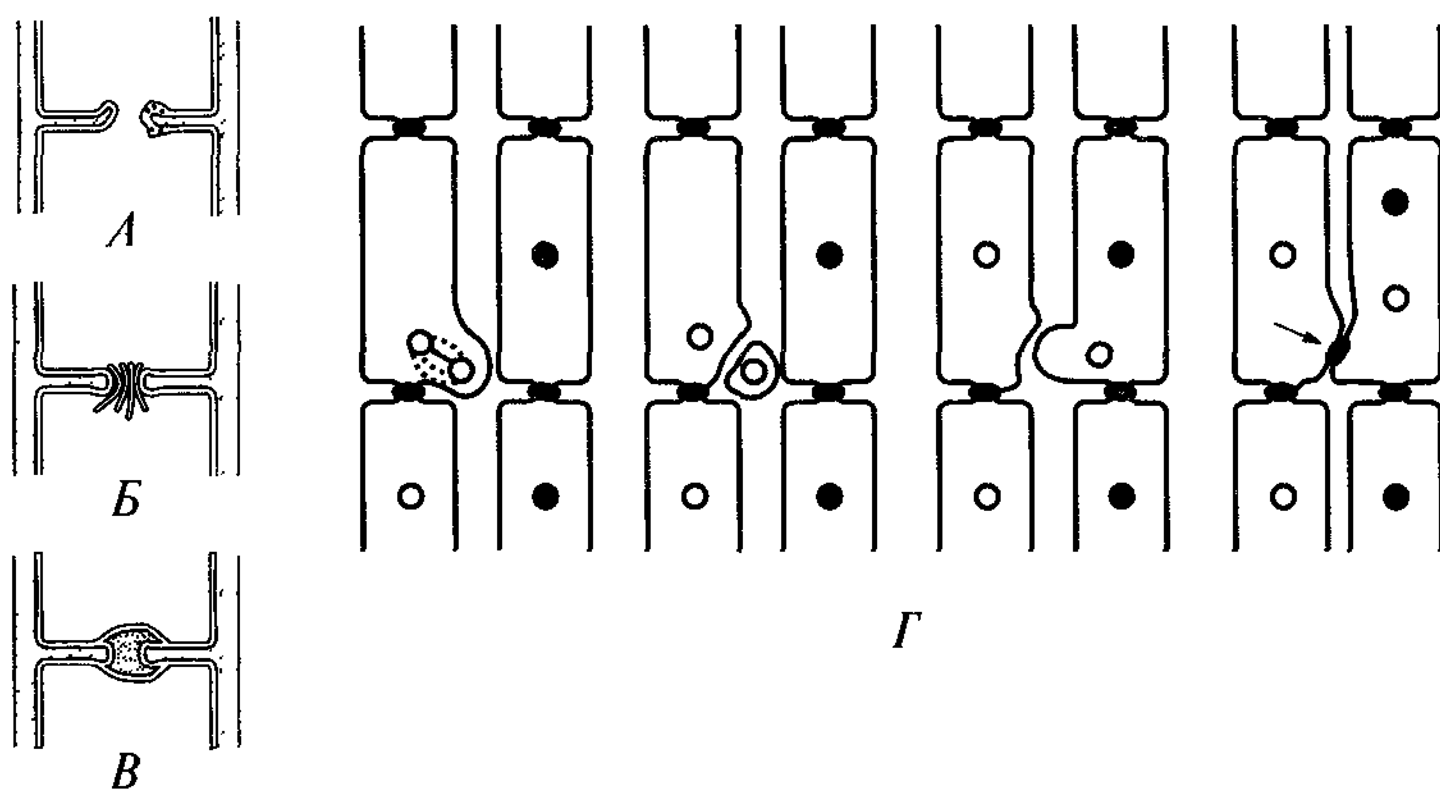


Рис. 309. Схема формирования порового соединения у красных водорослей:

А — поперечная перегородка с порой в центре; *Б* - в поре поперечной перегородки располагаются цистерны эндоплазматической сети, вокруг и внутри которых концентрируется материал для пробки; *В* — формируется поровая пробочка; *Г* — образование вторичного порового соединения (стрелка) через соединяющую клетку (*А*, *Б*, *В* — R. E. Lee, 1999; *Г* — C. Hoek van den et al., 1995)

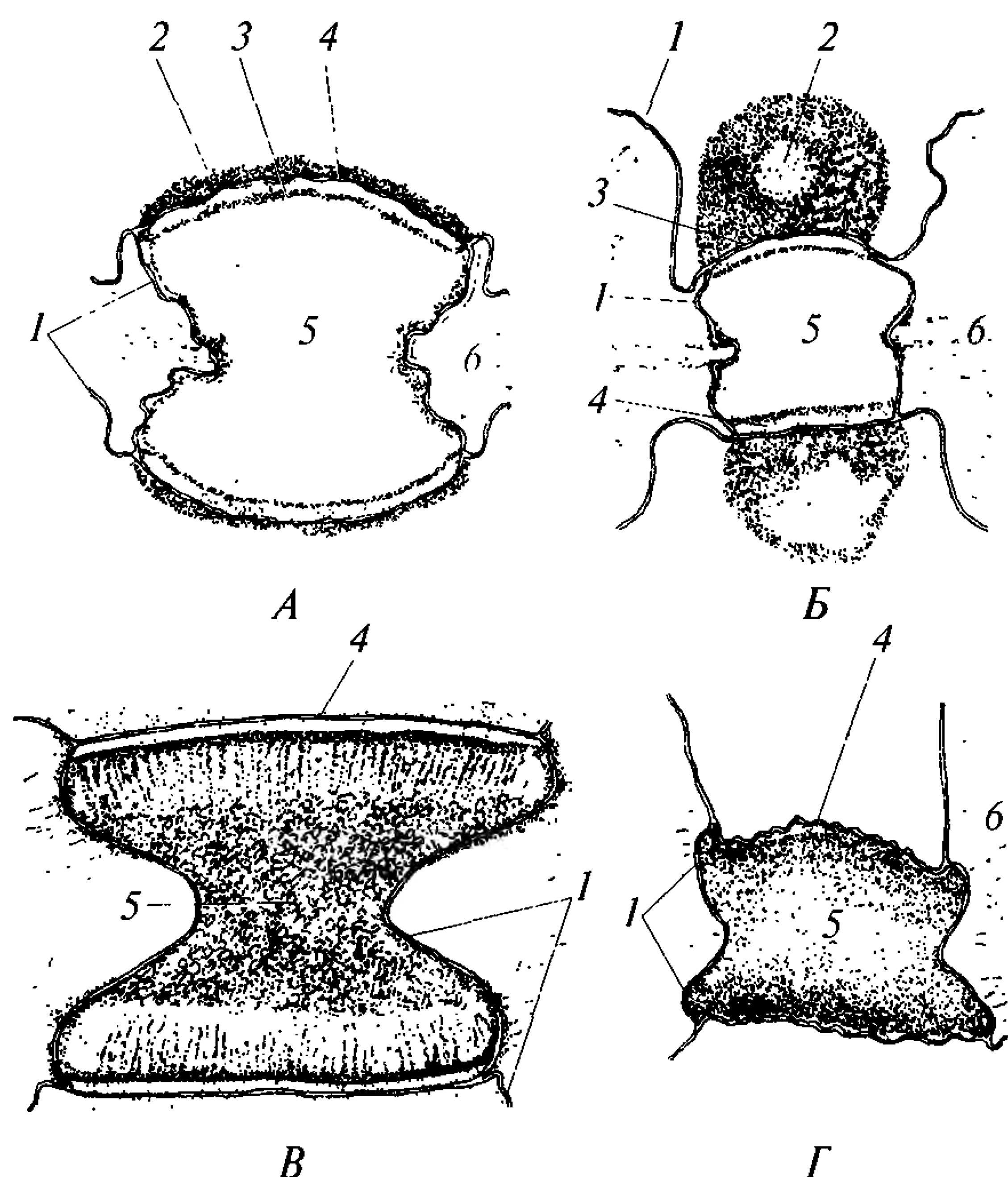


Рис. 310. Типы поровых пробок у красных водорослей (C. Hoek van den et al., 1995):
А — тип 1 у *Palmaria*; *Б* — тип 2 у *Lemanea*; *В* — тип 4 у *Gelidium*; *Г* — тип 6 у *Rhodymenia*; *1* — плазмалемма; *2* — наружный слой шапочки; *3* — внутренний слой шапочки; *4* — шапочковая мембрана; *5* — внутреннее содержимое пробки; *6* — клеточная стенка

дочерними клетками при делении материнской, вторичное — при слиянии двух клеток (рис. 309, *Г*). В образовании пробочек участвует эндоплазматическая сеть. Ее цистерны выстраиваются в септальной поре, в них и снаружи от них откладывается материал пробки. Внутри поровые пробочки заполнены белковым содержимым, шапочки частично состоят из полисахаридов.

По крайней мере существует 7 различных типов поровых пробок.

Тип 1 (рис. 310, *А*). Пробочки окружены с каждой стороны двухслойными шапочками. Наружный слой шапочки отделен от внутреннего слоя шапочковой мембраной, которая соединена с плазмалеммой. Встречается у немалиевых, пальмариевых, акрохетиевых.

Тип 2 (рис. 310, *Б*). В отличие от типа 1 наружный слой шапочки утолщен. Встречается у батрахоспермовых, рологоргоновых.

Тип 3. В отличие от типа 2 отсутствуют шапочковые мембраны. Встречается у порядка кораллиновые.

Тип 4 (рис. 310, *В*). Поровые пробочки окружены однослойными шапочками, имеется шапочковая мембрана. Встречается у порядка гелидиевые и гильденбрандиевые.

Тип 5. В отличие от типа 4 отсутствуют шапочковые мембраны. Встречается у бангиевых.

Тип 6 (рис. 310, *Г*). Шапочки отсутствуют. Пробочки окружены с каждой стороны шапочковой мембраной. Встречается у гигартиновых, родимениевых, церамиевых, боннемезониевых.

Тип 7. В отличие от типа 6 отсутствуют шапочковые мембраны. Встречается у родохетовых, анфельциевых.

Размножение. Размножение у красных водорослей — *вегетативное, бесполое* и *половое.* Половое воспроизведение оогамное, имеет ряд особенностей, не встречающихся у других водорослей. Мужские половые клетки — *спермации,* лишены жгутиков и пассивно с током воды переносятся к женским половым органам — *карпогонам* (рис. 311). После оплодотворения формируются *нити гонимобластов,* клетки которых превращаются в *карпоспорангии.* Совокупность гонимобластов называется *гонимокарпом* (в литературе часто используют термин *карпоспорофит*). У ряда флоридей гонимокарп окружает оболочка. Тогда эта структура называется *цистокарпий.* В карпоспорангиях образуются *карпоспоры,* которые прорастают в диплоидный тетраспорофит. На тетраспорофите в тетраспорангиях происходит редукционное деление. Гаплоидные тетраспоры прорастают в гаплоидный гаметофит. Этот жизненный цикл с чередованием поколений (одного гаплоидного — гаметофит и двух диплоидных — карпоспорофит и тетраспорофит) встречается у большинства красных водорослей, но существует ряд отклонений от него. Происхождение такого уникального жизненного цикла — эволюционная компенсация за потерю жгутиков.

Тетраспоры у красных водорослей могут располагаться в тетраспорангиях по-разному. У наиболее эволюционно продвинутых представителей они находятся в углах тетраэдра (рис. 312, *Г*), у других могут располагаться друг над другом — линейно (зонально) (рис. 312, *В*). Известно крестообразное расположение и крестообразное с поворотом двух нижних тетраспор относительно верхних (рис. 312, *А, Б*).

Карпогон красных водорослей имеет вид колбы и состоит из расширенной нижней части (*брюшка*) и вытянутой верхней — *трихогины,* которая служит для улавливания спермациев (см. рис. 311). В карпогоне обычно два ядра: одно, лежащее в трихогине, быстро дегенерирует после созревания карпогона, второе расположено в базальной части карпогона и функционирует как ядро женской гаметы. У большинства красных водорослей карпогон формируется на конце короткой, часто ветвящейся, трех- или четырехклеточной ветви, называемой *карпогонной.* Клетка, дающая начало карпогонной ветви, называется *поддерживающей.* Карпогон и карпогонная ветвь обычно бесцветные, за исключением немалиевых.

Спермации формируются по одному в сперматангиях (см. рис. 311), которые в свою очередь образуются на материнских клетках. В молодых сперматангиях ядро расположено в апикальной части, в то время как одна или больше вакуолей — в базальной. При созревании сперматангиев вакуоли сливаются в одну крупную, занимающую половину объема клетки. В вакуоли содержится

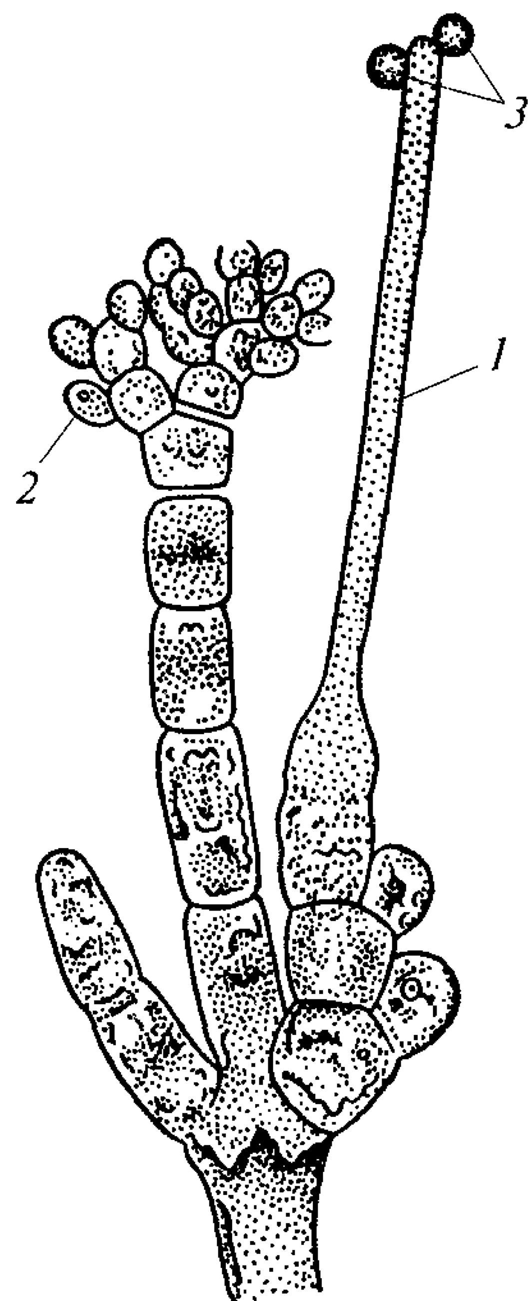


Рис. 311. *Nemalion,* ветвь с карпогоном (*1*), сперматангиями (*2*), спермациями (*3*) (Л.Л.Великанов и др., 1981)

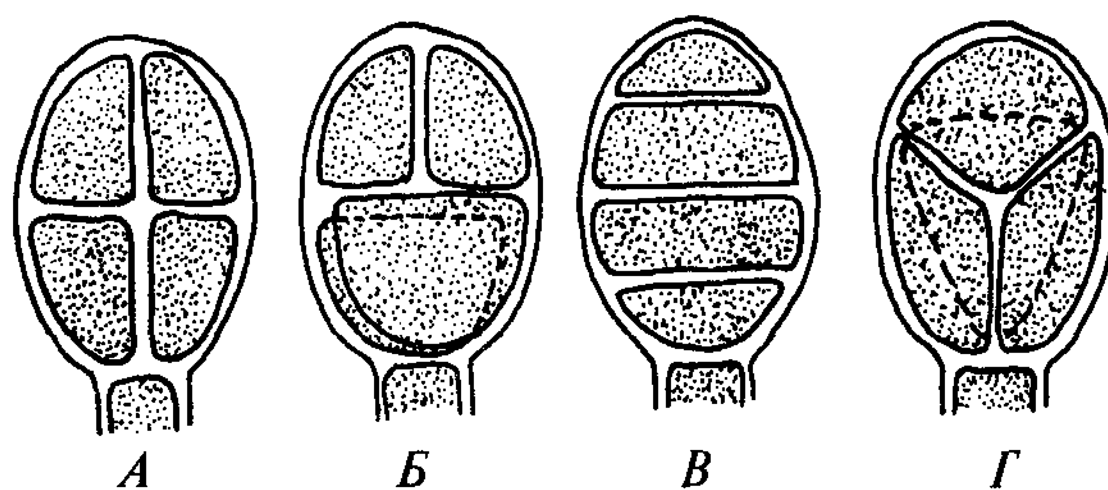


Рис. 312. Типы расположения тетраспор в тетраспорангиях (C. Hoek van den et al., 1995):
А — крестообразное; *Б* — крестообразное с поворотом; *В* — линейное; *Г* — тетраэдральное

фибриллярный материал (возможно, мукополисахариды), выделение которого обеспечивает выход спермация через желированный участок клеточной стенки около верхушки. Зрелый спермаций одноядерный и лишен жесткой клеточной стенки, окружен слизью, может содержать хлоропласты.

Спермаций пассивно переносится токами воды, контактирует с трихогиной, которая расположена над поверхностью женского гаметофита. Стенки спермациев и трихогины в месте контакта растворяются, мужское ядро проходит через центральный канал в трихогине и сливается с гаплоидным ядром карпогона. Далее развитие гонимокарпа у различных красных водорослей (карпоспорофита) имеет свои особенности. Во-первых, нити гонимобласта могут развиваться непосредственно из брюшка карпогона. Во-вторых, у большинства красных водорослей гонимобласты развиваются из особых вспомогательных вегетативных клеток — *ауксиллярных*, которые могут быть или удалены от брюшка карпогона или располагаются в непосредственной близости от него. Если ауксиллярные клетки удалены от карпогона, из его брюшка развиваются диплоидные *ообластемные* (*соединительные*) *нити.* Они дорастают до ауксиллярной клетки, происходит плазмогамия без кариогамии, и это слияние стимулирует образование нитей гонимобластов. Если ауксиллярная клетка формируется в непосредственной близости к карпогону и только после его оплодотворения, то такая совокупность этих клеток называется *прокарпий.* Ауксиллярная клетка здесь просто сливается с брюшком оплодотворенного карпогона, после чего развиваются гонимобласты с карпоспорами.

Экология и значение. Подавляющее большинство известных красных водорослей — обитатели морей, причем встречаются они во всех морях Мирового океана и лишь около 200 видов в пресных водоемах: реках, прудах, озерах, лужах. Благодаря дополнительным красным пигментам красные водоросли могут расти на значительных глубинах (100—200 м) при наличии подходящего грунта и хорошей прозрачности воды. Чаще всего их заросли кончаются на глубине 20—40 м. Обильно они представлены на литорали. Некоторые багрянки приспособились к жизни в зоне заплесков и брызг. Среди красных водорослей есть небольшое число наземных обитателей.

В морях красные водоросли встречаются повсеместно. Они поселяются на скалах, валунах, каменистых россыпях, на искусственных сооружениях, других растениях и на панцирях морских животных. Многие багрянки растут как эпифиты на других водорослях, в том числе красных, т.е. они используют

другие водоросли только как субстрат для прикрепления. Среди эпифитов встречаются облигатные формы, например *Polysiphonia lanosa*, которая обитает на бурой водоросли *Ascophyllum* (рис. 313). После прорастания споры *Polysiphonia* на поверхности хозяина развивается ризоид, который закрепляется в тканях хозяина, переваривая рядом лежащие ткани с помощью ряда ферментов, освобождающихся из везикул на конце ризоида. *Polysiphonia* — облигатный эпифит. В отличие от паразитов у нее не существует переноса метаболитов от хозяина, она сама обеспечивает себя питательными веществами за счет фотосинтеза.

В то же время немало багрянок ведут паразитический и полупаразитический образ жизни, они не только погружены в ткани хозяина, но и питаются за его счет. Среди красных водорослей встречаются *адельфопаразиты* (паразиты, которые тесно в таксономическом смысле связаны со своим хозяином) и *аллопаразиты* (паразиты, которые не близки своему хозяину). Адельфопаразиты встречаются среди представителей порядков грациляриевых, гигартиновых, плокамиевых, родимениевых. С помощью методов геносистематики показано, что каждый такой паразит эволюционировал или непосредственно от хозяина, на котором в настоящее время он паразитирует, или от других таксонов, тесно связанных с современным хозяином. Адельфопаразиты легче устанавливают вторичное поровое соединение с клетками хозяина, что позволяет переносить питательные вещества.

Красные водоросли играют значительную роль в морских экосистемах. Они — продуценты первичной продукции и местообитание для других морских организмов. Красные водоросли из порядка кораллиновые принимают участие в образовании коралловых рифов. Рифы строятся в результате роста кораллов и кораллиновых красных водорослей (главным образом виды *Porolithon*).

Красные водоросли широко используются человеком в хозяйстве и в быту. В качестве пищевых продуктов в мире используют некоторые виды *Bangia*, *Porphyra*, *Dermonema*, *Asparagopsis*, *Grateloupia*, *Gigartina*.

Красные водоросли — продуценты сульфатированных полигалактанов (агара, агарозы, каррагинана). Агар получают из водорослей — агарофитов (*Gelidium*, *Gracilaria*, *Pterocladium*). Основной производитель агара в настоящее время — Япония, в которой его производят с XVII в. Япония и Корея ежегодно получают 3 500 т агара, что составляет половину всей мировой продукции. В России в 90-х гг. XX в. производилось 1 200 т агароидных веществ, из них чистого агара — 300 т; производство высококачественного агара составляло всего 100 т. В российских морских водах нет промышленных зарослей хороших агарофитов, поэтому на Дальнем Востоке и Белом море нала-

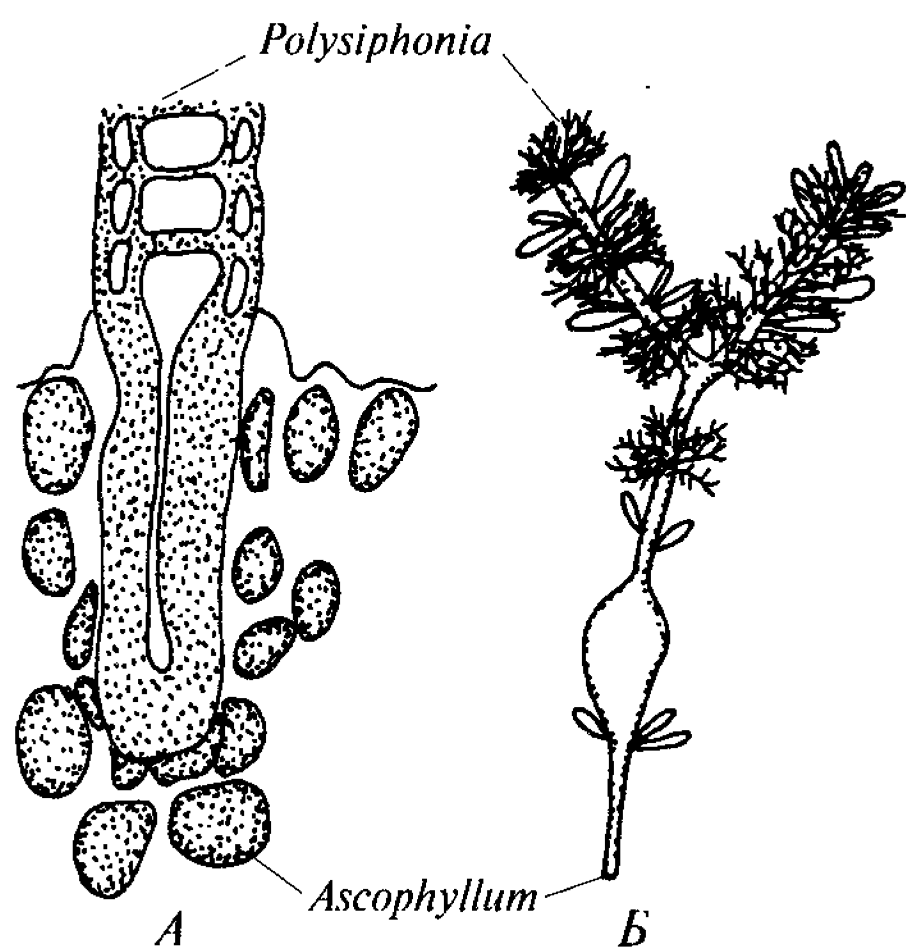


Рис. 313. Ризоид *Polysiphonia lanosa*, внедренный в ткань *Ascophyllum nodosum*, (*А*) и эпифит *Polysiphonia* на *Ascophyllum* (*Б*) (R. E. Lee, 1999)

жено производство агара из *Ahnfeltia*, в южном Приморье для этих целей используют также *Gracilaria*.

Агар имеет большое значение в микробиологических исследованиях. Питательные среды, содержащие 1—2 % агара, используют для роста бактерий и грибов; этот гель устойчив сам по себе к деградации этими организмами. Кроме того, агар не токсичен, поэтому его активно используют в пищевой промышленности (для получения мармелада, джема, майонезов, консервирования мяса и рыбы).

Показана антикоагулянтная активность агара, однако механизм действия значительно отличается от того, который известен для гепарина. Применяют агар для лечения ожогов, в стоматологии, при изготовлении капсул для лекарственных препаратов.

Широко используют агар в различных отраслях промышленности не только как желирующее средство, но и как эмульсионный и связующий агент. Агароза используется в молекулярной биологии в качестве молекулярного сита для разделения высокомолекулярных соединений.

Каррагинаны получают из *Chondrus crispus*, *Mastocarpus stellatus*; на Филиппинах для этих целей специально культивируют *Eucheuma* и *Kappaphycus*. В год получают около 13 тыс. т каррагинанов, из них более половины в Европе и около половины на Филиппинах и в Индонезии. Каррагинан не токсичен, поэтому используется в пищевой промышленности при изготовлении желированных продуктов, мороженого, майонеза и др., в парфюмерии — для производства кремов, зубных паст, в фармацевтической и текстильной промышленности — для стабилизации эмульсий и суспензий. Он обладает хорошо выраженным противовирусным, антикоагуляционным и противоязвенным действием.

Филогения. Вопрос о происхождении и филогенетических связях красных водорослей с другими организмами до сих пор трактуется разными авторами по-разному. Красные водоросли — древняя группа организмов. Сообщается об ископаемых формах, датированных возрастом 1,9 млрд лет, которые интерпретируются как *Porphyridium*-подобные родофиты. Нахождение многоклеточных ископаемых таксонов *Bangiomorpha* (1,2 млрд лет) представляет собой наиболее раннюю находку среди многоклеточных эукариот с половым процессом.

Среди красных водорослей окаменелые остатки известны для кораллиновых водорослей. Представители семейства Solenoporaceae (полностью вымерли) впервые появились в кембрии и были обильны в ордовике. Нечленистые кораллиновые водоросли в виде свободноживущих структур известны в ископаемом и современном состоянии как *родолиты*. Они широко распространены на дне океанов на глубине от 50 до 200 м, обладают медленным ростом и за 800 и более лет их диаметр может достигать 30 см. Возраст некоторых родолитов, определенный радиоуглеродным методом, составляет более 13 тыс. лет.

Окаменелости некальцинированных красных водорослей представлены плохо, хотя известны. Имеются достоверные находки таких водорослей из верхнего силура.

В последние годы красные водоросли все чаще рассматривают как сестринскую группу зеленых растений, обосновывая это доказательствами как на макроуровне (особенности строения), так и на молекулярном уровне. Что касается филогенетических связей в рамках красных водорослей, то на ультраструк-

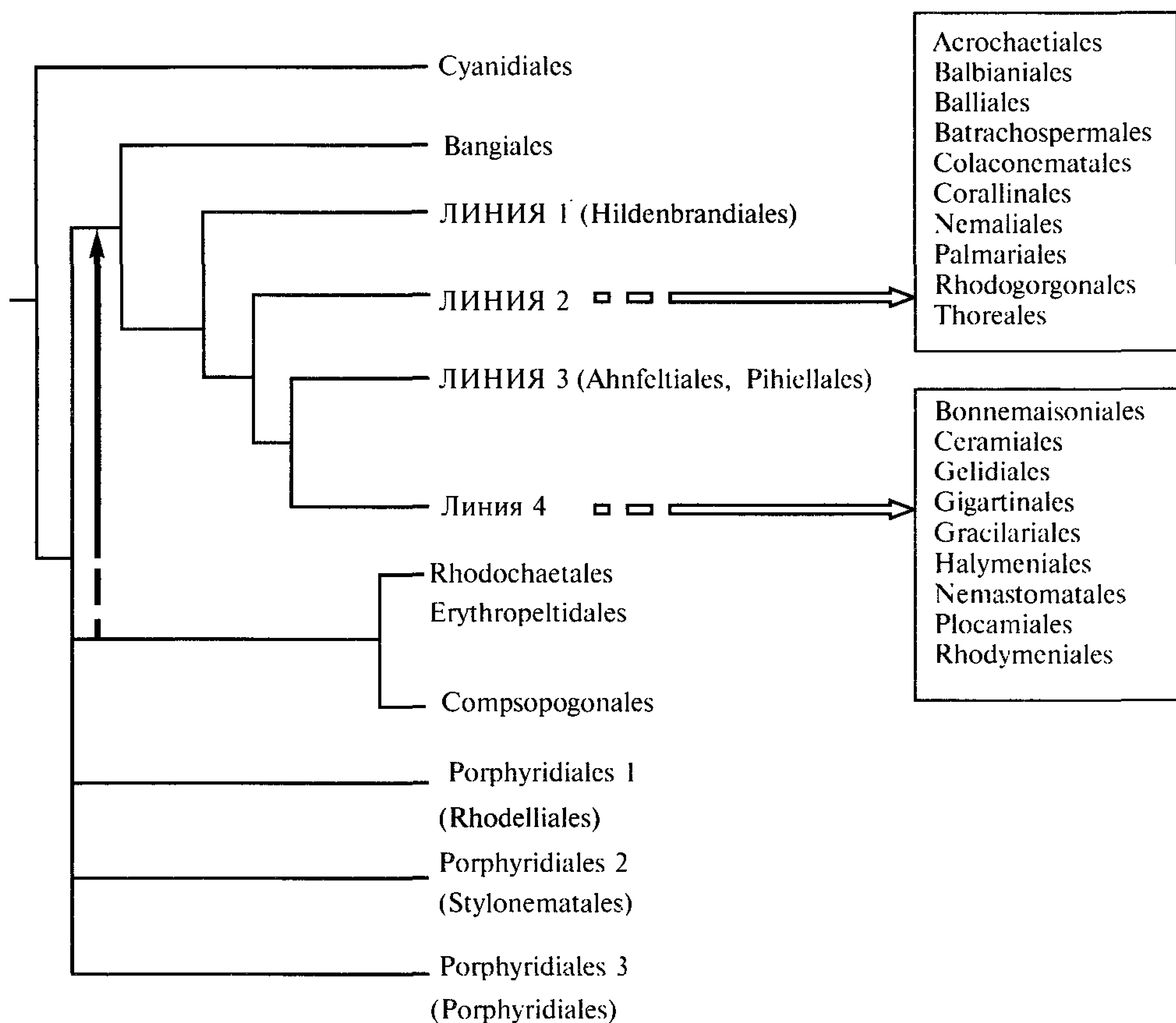


Рис. 314. Гипотетическая схема филогении красных водорослей, построенная по молекулярным данным (G.R.Saunders, M.H.Hommersand, 2004)

турном и молекулярном уровнях показано, что бангиевые (в традиционном понимании этого класса) — парафилетичная группа, в то время как флоридеевые — монофилетичная. Характерным для бангиевых долгое время считалось отсутствие поровых соединений, апикального роста и полового размножения, в то время как флоридиевые имели поровые соединения, апикальный рост и трехфазный жизненный цикл. Однако у ряда бангиевых (родохетовые, бангиевые) также были обнаружены поровое соединение, апикальный рост и половое размножение, в то же время не у всех флоридиевых имеется апикальный рост (например, отсутствует у кораллиновых), не у всех существует трехфазный жизненный цикл (например, у батрахоспермовых). Сравнение последовательностей нуклеотидов ряда генов убедительно показало, что красные водоросли можно разделить на две группы: одна включает только цианидиевых, а другая — всех остальных красных водорослей. Ясно также показано, что только порядок бангиевых из традиционного класса бангиофициевых формирует сестринскую группу для флоридей. Остальные бывшие бангиофициевые формируют самостоятельные группы (рис. 314).

Систематика и таксономия. Отдел Rhodophyta (в широком смысле) содержит более 670 родов, объединяющих 2 500—6 000 видов. Традиционно красные во-

доросли подразделяли на два класса: Bangiophyceae и Florideophyceae. Если красные водоросли понимали в ранге класса Rhodophyceae, то выделяли два подкласса — Protoflorideophycidae (Bangiophycidae) и Florideophycidae. В последнее время все чаще в ряде систем признают новый класс цианидиофициевые (Cyanidiophyceae) наряду с классом родофициевых, объединяющих при этом всех остальных красных водорослей. В системе G. R. Sauders и M. H. Hommersand (2004) красные водоросли рассматривают в ранге подцарства, и тогда этим двум классам присваиваются ранги отделов. В этом учебнике принимается их система на уровне классов и ниже (с дополнениями), но их отделы рассматриваются в ранге подотделов в едином отделе Rhodophyta (в широком смысле). Соответственно в подотдел Cyanidiophytina включается единственный класс Cyanidiophyceae, а в подотдел Rhodophytina — классы Rhodellophyceae, Compsopogonophyceae, Bangiophyceae и Rhodymeniophyceae (Florideophyceae).

Класс цианидиофициевые водоросли — Cyanidiophyceae

Класс назван по роду *Cyanidium* (от греч. *kyanos* — темно-синий). К этому классу относятся одноклеточные красные водоросли, имеющие толстую белковую клеточную стенку, у которых аппарат Гольджи связан с эндоплазматической сетью и которые размножаются эндоспорами. Они обитают в экстремальных условиях (в горячих серных источниках и вулканических кальдерах с pH от 0,5 до 3 и температурой до 56 °C); некоторые из них способны к гетеротрофии. Класс содержит единственный порядок.

Порядок цианидиевые — Cyanidiales

Характеристика порядка повторяет характеристику класса.

Род цианидиум — Cyanidium (рис. 315) способен только к автотрофному росту. При изучении хлоропластного генома *C.caldarium* показано, что, воз-

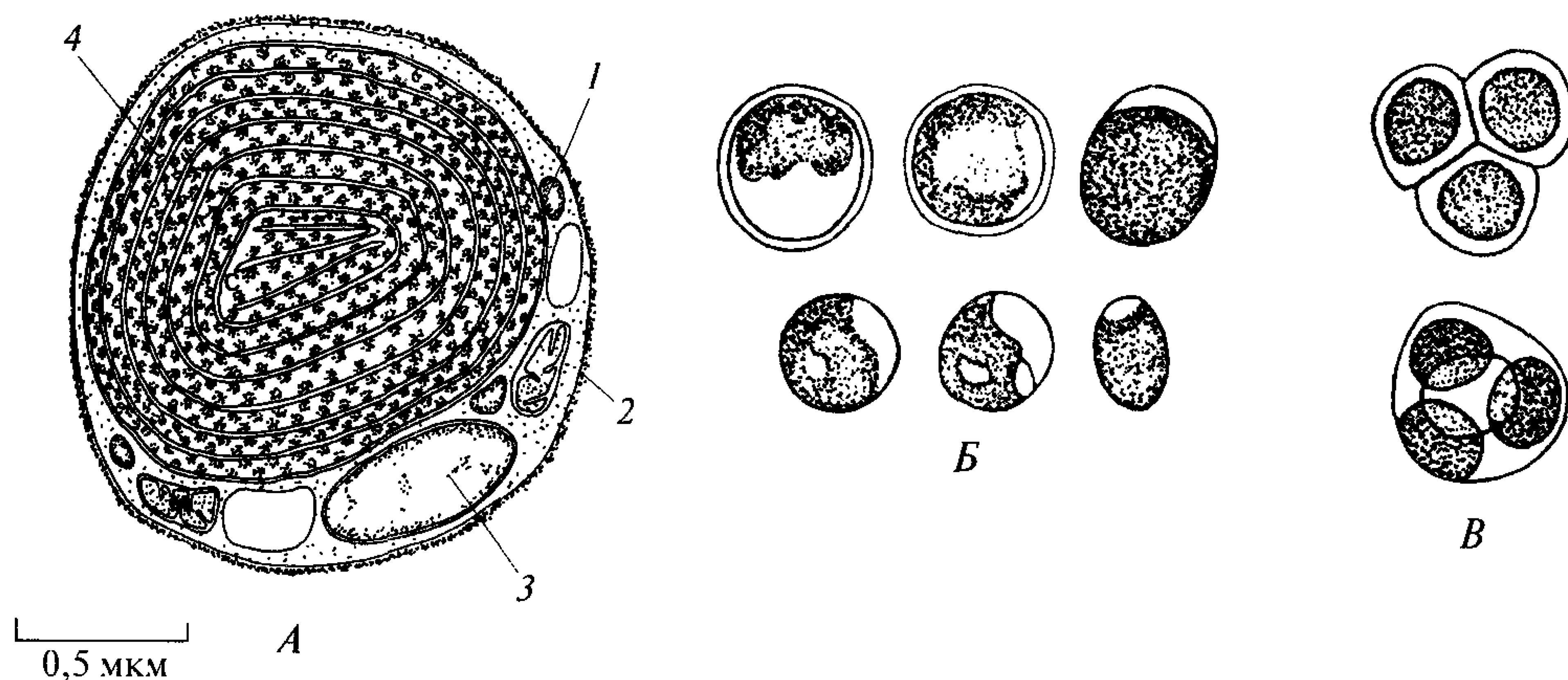


Рис. 315. *Cyanidium caldarium*:

А — строение клетки (R. E. Lee, 1999); *Б* — отдельные клетки; *В* — образование автоспор; *1* — крахмал; *2* — клеточная стенка; *3* — ядро; *4* — хлоропласт

можно, это один из самых древних хлоропластных геномов. При сравнении с хлоропластными геномами других красных водорослей в нем обнаружили несколько уникальных генов; пять из них отвечают за синтез бактериальной клеточной стенки и, по-видимому, за термоустойчивость хлоропластов этой водоросли; два гена, возможно, играют роль в стабилизации фотосинтеза к солевым стрессам. Полагают, что эти гены необходимы для обитания водоросли в экстремальных условиях. В последние годы объем рода пересмотрен, описан новый ***род галдиерия* (*Galdieria*)**, который способен к гетеротрофии (представители этого рода способны расти, используя по крайней мере 27 различных сахаров и спиртов).

Класс роделлофициевые водоросли — Rhodellophyceae

Класс назван по роду *Rhodella* (от греч. *rhodon* — розовый). Одноклеточные и колониальные представители с различной морфологией пластид: у *Porphyridium*, *Dixoniella*, *Rhodella*, *Chroodactylon*, *Stylonema* и др. единственный центральный звездчатый хлоропласт с пиреноидом, у *Rhodosorus* чашевидный хлоропласт с пиреноидом, но без периферического тилакоида, у *Goniothrichopsis* несколько дисковидных хлоропластов без пиреноидов, у *Glaucosphaera* парusтальный сетчатый хлоропласт без пиреноида; аппарат Гольджи связан с эндоплазматической сетью, митохондриями, ядром. Половое размножение не известно. Класс парафилетичный. Выделяют 1—3 порядка (порядки Rhodelliales, Stylonematales в данном учебнике не рассматриваются).

Порядок порфиридиевые (в узком смысле) — Porphyridiales (s. str.)

Одноклеточные и колониальные организмы. Аппарат Гольджи связан с эндоплазматической сетью и митохондриями. В хлоропластах отсутствует периферический опоясывающий тилакоид.

***Род порфиридиум* — *Porphyridium*.** Клетки одиночные или собраны в колонии в виде слизистых (рис. 316, *А*) пленок кроваво-красного, сине-зеленого, оливкового или серого цветов. Клетки шаровидные и эллипсовидные, одеты неслоистой слизистой оберткой. Способны к скользящему движению по направлению к источнику света, что связано с освобождением слизи из слизистых мешков, напоминающим освобождение спор из спорангиев у многих красных водорослей. Хроматофор осевой, звездчатый, с одним центральным пиреноидом. Размножение только вегетативное, делением клеток пополам. Встречаются в пресных и морских водах, в наземных условиях (на почве, старых стенах, преимущественно на влажных, затененных поверхностях). Клетки одного вида встречаются как фотосинтетические эндосимбионты у тропических фораминифер.

Класс компсопогонофициевые водоросли — Compsopogonophyceae

Класс назван по типовому роду *Compsopogon*. Красные водоросли, у которых моноспорангии и сперматангии обычно отделяются косой перегородкой от материнской вегетативной клетки, аппарат Гольджи связан с эндоплазма-

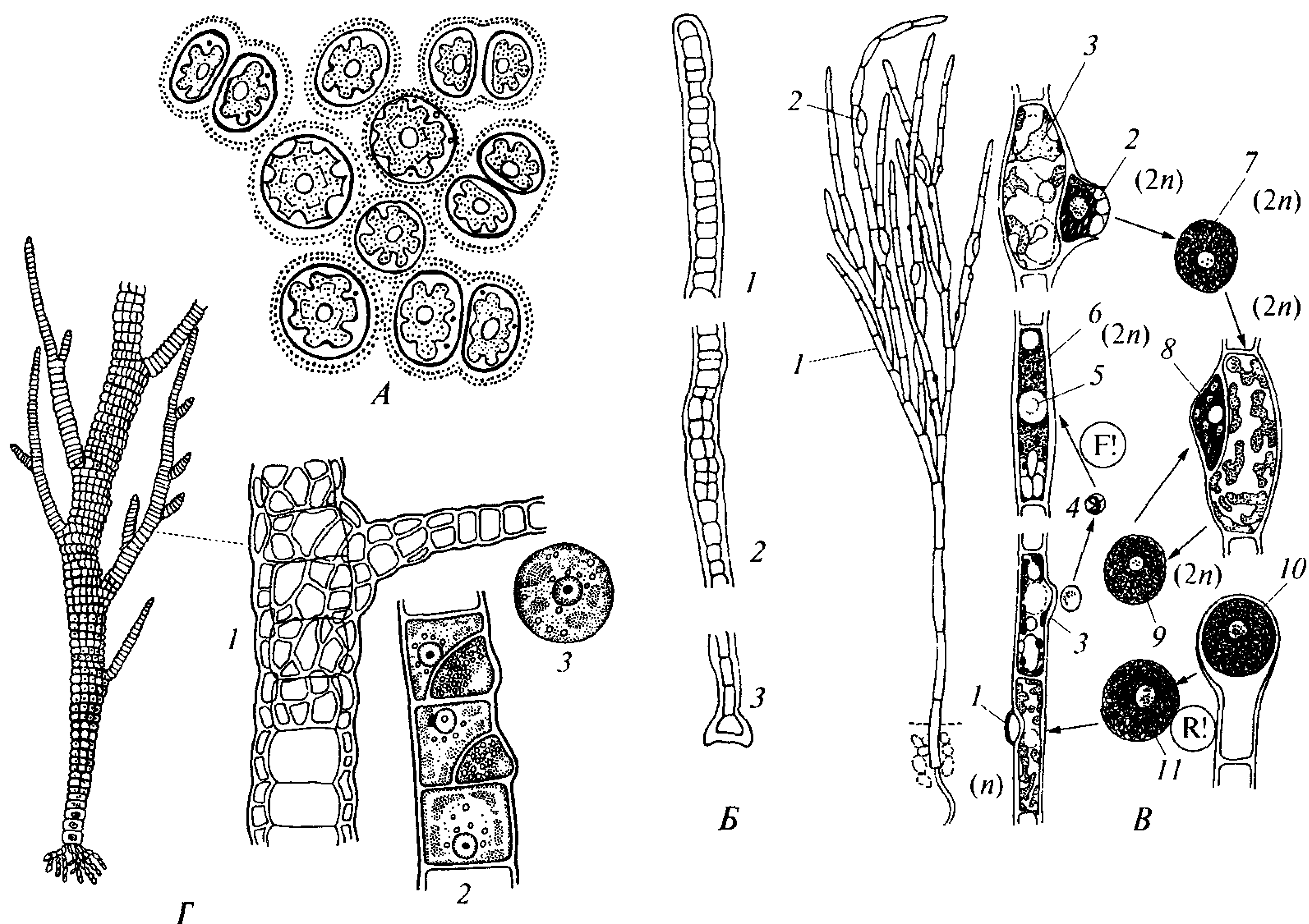


Рис. 316. Порфиридиевые:

А — *Porphyridium purpureum*; *Б* — *Erytrotrichia carnea*: *1* — верхушка нити; *2* — средняя часть нити; *3* — базальная часть нити (С.П.Вассер и др., 1989); *В* — *Rhodochaetae* (C.Hoek van den et al., 1995): *1* — сперматангий; *2* — карпоспорангий; *3* — хлоропласт; *4* — спермаций; *5* — ядро; *6* — карпогон; *7* — карпоспора; *8* — моноспорангий; *9* — моноспора; *10* — мейоспорангий; *11* — мейоспора; F! — оплодотворение, R! — мейоз; *Г* — *Compsopogon* (Л.Л.Великанов и др., 1981): *1* — часть таллома; *2* — нить с моноспорангиями; *3* — моноспора

тической сетью, имеется опоясывающий тилакоид в хлоропласте, в жизненном цикле гонимокарп слаборазвит. Класс включает 3 порядка.

Порядок родохетовые — Rhodochaetales

Порядок содержит один род с единственным видом.

Род родохете — Rhodochaetae. Таллом имеет вид нежной ветвящейся нити, прикрепленной к другим красным водорослям (рис. 316, *В*). Рост апикальный. Присутствуют поровые пробки типа 7 (см. с. 174). Хлоропласты париетальные, дисковидные или лентовидные. Жизненный цикл гаплодиплобионтный с изоморфной сменой генераций. Спорофит может сам себя воспроизводить с помощью моноспор. На верхушке спорофита формируются спорангии другого типа, в которых образуются мейоспоры, прорастающие в гаметофит. После оплодотворения формируется «протокарпоспорофитная» генерация, состоящая из двух клеток, одна из которых формирует карпоспорангий. В нем образуется одна карпоспора. Обитает в морях.

Полагают, что род очень важен для понимания эволюции красных водорослей, так как объединяет такие черты, как нитчатый таллом, апикальный

рост, примитивный трехфазный и слегка гетероморфный жизненный цикл и простейший тип поровых пробок.

Порядок эритропелтиевые — Erythropeltidales

Многоклеточные талломы в виде нитей, пластинок или дисков. Рост интеркалярный у нитчатых и пластинчатых форм и апикальный у дисковидных. Хлоропласты звездчатые, с пиреноидом, центральные. Поровые пробки не обнаружены. Жизненный цикл не вполне ясен. При бесполом размножении формируются моноспорангии, они отделяются выпуклой стенкой от части вегетативной клетки. Имеется половое размножение. Эпифитные морские виды. В ряде систем красных водорослей порядок понимают более широко, включая в него в ранге семейства родохетовые.

Род эритротрихия — Erytrotrichia имеет вид неветвящейся нити, прикрепленной с помощью ризоидов (рис. 316, *Б*). На ней формируются моноспорангии с моноспорами. Моноспоры голые и способны к амебоидному движению, они прорастают в новое растение. При половом размножении моноспоры прорастают в трехклеточный гаметофит, вздутая апикальная клетка которого отделяет косой перегородкой сперматангий, а сама превращается в карпогон. После оплодотворения развивается нормальная нить.

Порядок компсопогоновые — Compsopogonales

Талломы гетеротрихальные, многорядные, разветвленные. Нити дифференцированы на однорядную ось и мелкоклеточную кору. Хлоропласты париетальные, лентовидные, без пиреноидов. Размножение бесполое с помощью моноспор. Виды прикрепленные, пресноводные, реже солоноватоводные, могут населять подогретые воды — аквариумы, бассейны в оранжереях. В ряде систем порядок рассматривают более широко, включая эритропелтиевые на основании способа развития моноспорангиев.

Род компсопогон — Compsopogon (рис. 316, *Г*) имеет слоевище в виде разветвленного прикрепленного кустика, достигающее нескольких сантиметров высоты, голубого, сине-зеленого и фиолетового цветов. Вертикальные нити в начале роста однорядные, затем становятся многорядными, дифференцированными на центральную однорядную ось и кору. При размножении моноспорангии отчленяются косо идущей перегородкой от любой клетки таллома. В них образуется по одной моноспоре, которая освобождается через разрыв в стенке спорангия и прорастает в новый таллом.

Класс бангиофициевые водоросли — Bangiophyceae

Класс назван по типовому роду *Bangia* (род назван в честь датского ботаника Нильса Банга).

Класс содержит единственный **порядок бангиевые — Bangiales.**

Многоклеточные красные водоросли с двух- или трехфазным гетероморфным жизненным циклом; гаметофиты макроскопические, вначале одноосе-

вые, затем становятся многоосевыми или пластинчатыми с диффузным ростом; карпоспорангии и сперматангии образуются в пакетах посредством перпендикулярного деления; спорофиты нитчатые, с апикальным ростом, с поровыми пробочками 5-го типа (см. с. 174); аппарат Гольджи соединен с эндоплазматической сетью и митохондриями. Хлоропласты у гаметофита центральные, звездчатые, с пиреноидом, у спорофита — париетальные, лентовидные, с опоясывающим тилакоидом.

Все представители морские, только *Bangia* может жить в пресных водах.

Порядок монофилетичный и тесно связан с флоридеями.

Род порфира — Porphyra имеет слоевище в виде тонкой, часто блестящей пластины с ровными или складчатыми краями (рис. 317), состоящей из одного-двух слоев плотно соединенных клеток. Основание пластины переходит в маленький стебелек с подошвой на конце. Форма пластин может варьировать от линейной до округлой, а окраска слоевища — от фиолетово-карминной и фиолетовой до ярко изумрудной.

В зимнее время года вегетативные клетки преобразуются в сперматангии (рис. 317, *Б*). В них формируется 64—128 мужских гамет — спермациев, освобождающихся за счет выделения слизи и частично за счет разбухания (желатинизации) стенок сперматангиев. Спермации содержат крупное ядро и редуцированный хлоропласт. Они перемещаются к карпогону пассивно, с током

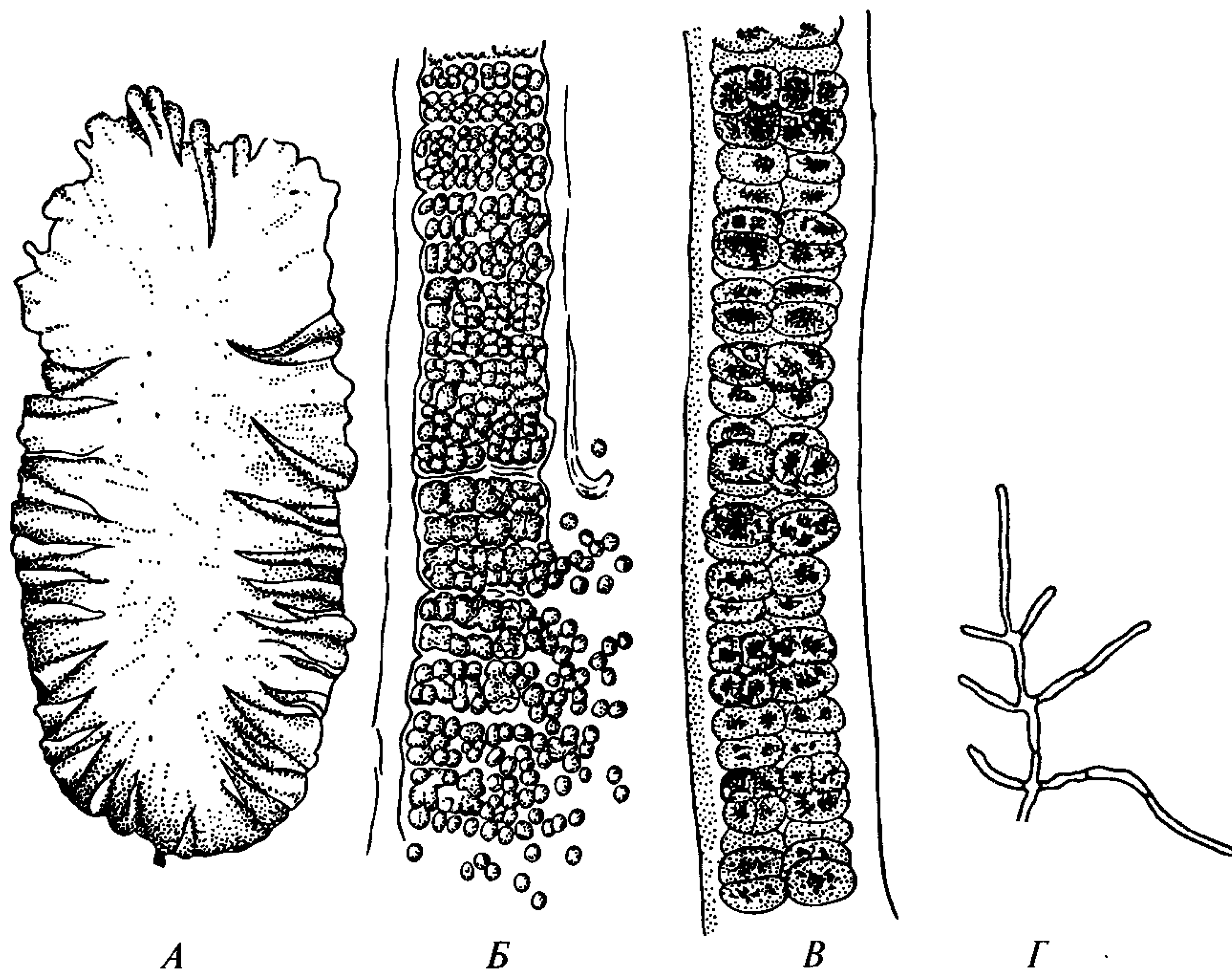


Рис. 317. *Porphyra* (Л.Л. Великанов и др., 1981, с дополнениями):

А — внешний вид; *Б* — разрез таллома со сперматангиями; *В* — разрез таллома с карпогонами, содержимое которых после оплодотворения делится с образованием карпоспор; *Г* — стадия *Conchocelis*

воды. Карпогоны по внешнему виду сходны с вегетативными клетками, от которых отличаются присутствием небольшого носика. После прикрепления спермация к карпогону он одевается оболочкой и переливает свое содержимое через канал в карпогон, где происходит слияние женского и мужского ядра. После оплодотворения диплоидное содержимое карпогона делится на 4, 8, 16 или 32 диплоидных карпоспоры (рис. 317, *В*), которые высвобождаются после разрушения стенок карпогона.

Карпоспора прорастает в ветвящийся нитчатый таллом (рис. 317, *Г*), способный расти на раковинах моллюсков. Эта диплоидная стадия была известна как самостоятельный вид водоросли из рода конхоцелис (*Conchocelis*). На этой стадии формируется специальный тип моноспор, называемый конхоспорами, которые образуются в конхоспорангиях, расположенных рядами вдоль нити. Из этих конхоспор развивается пластинчатый таллом порфиры. При прорастании конхоспор происходит редукционное деление, следовательно, развивающийся таллом — гаплоидный. Молодые растения порфиры могут размножаться вегетативно за счет моноспор, образующихся на верхней поверхности пластины. У значительного числа видов порфиры нет смены ядерных фаз, они потеряли половой процесс и размножаются только вегетативно.

Некоторые виды употребляют в пищу. Пищевое значение порфиры заключается в том, что она содержит в достаточных количествах йод, витамины В и С, минералы, а также 20—25 % от ее сухого веса приходится на белки. В Японии впервые начали культивировать порфиру с конца XVII в., и на сегодняшний день — это наиболее популярная водоросль для массового разведения в водорослевых хозяйствах Японии и Южной Кореи. Ежегодное производство порфиры в Японии достигает 350 тыс. т. В производстве этих водорослей только в Японии занято более 30 000 человек, а получаемый мировой урожай оценивается примерно в 2,5 млрд долл. США ежегодно.

Хотя известно около 70 видов порфиры, наибольшее коммерческое значение имеет *P. yezoensis*. Культивирование порфиры идет в два этапа. На первом этапе получают молодые растения, для чего в илистое дно морских бухт, где происходит размножение порфиры, втыкают бамбуковые палки, ветки, хворост, на которые оседают споры водоросли, развиваясь затем в молодые растения. На втором этапе искусственные субстраты с водорослями извлекают и на несколько дней помещают на берегу в специальных местах, где они защищены от прямых солнечных лучей и пыли. После этого водоросли вместе с субстратом переносят на участки моря, расположенные вблизи устья рек, где начинается их быстрый рост. В последнее время наиболее производительным считается метод выращивания на сетях, который позволяет получать в год от 25 до 100 т с одного гектара водной поверхности. При выращивании сети помещают в бассейны, где находятся водоросли со зрелыми спорангиями. Затем сети с проростками распределяют на морских плантациях, а через месяц после прорастания спор сети переносят к устьям рек, где водоросли дорастают до товарного размера. Сети крепят в море к шестам или поплавкам. Крепление к поплавкам позволяет полностью осушать сети с рассадой во время отлива и полностью затоплять их во время прилива, что помогает избавиться от осевших посторонних водорослей, которые не выдерживают осушения и погибают.

Класс родимениофициевые (флоридеи) водоросли — Rhodymeniophyceae (Florideophyceae)

Класс назван по роду *Rhodymenia* (от греч. *rhodon* — розовый, *hymen* — мембрана). Красные водоросли с апикальным ростом, клетки связаны поровыми соединениями; жизненный цикл в основном трехфазный, состоящий из гаметофитной, гонимокарпной (карпоспорофитной) и тетраспорофитной фаз; репродуктивные клетки (тетраспорангии, моноспорангии, сперматангии, карпоспорангии) обычно расположены терминально или латерально на нитях; карпогоны с трихогиной расположены терминально или латерально; гонимокарп (карпоспорофит) развивается непосредственно из карпогона или его производных. Использование анализа нуклеотидной последовательности гена SSU rRNA для флоридеевых позволило установить 4 хорошо отличимые линии (в ряде систем подклассы), хотя взаимосвязи между этими группами еще до конца не поняты (далее материал по систематике флоридеевых водорослей в данном пособии расположен согласно этому делению) (см. рис. 314).

Первая линия содержит единственный порядок Hildenbrandiales, у представителей которого отсутствует половое размножение. Вторая линия включает 10 порядков, образующих монофилетичную линию. Данные, основанные на анализе последовательности гена SSU rDNA, были поддержаны и строением порового соединения. Третья линия включает порядки Ahnfeltiales и Pihiellales. Четвертая линия включает большинство представителей, которые в ранних традиционных системах относились к наиболее высокоорганизованным красным водорослям. Связи между порядками в этой группе пока мало понятны.

Подкласс гильденбрандиевые — Hildenbrandiophycidae

Порядок гильденбрандиевые — Hildenbrandiales

Ранее водоросли из этого порядка рассматривали как семейство в порядке Cryptonemiales. Однако ряд признаков — отсутствие полового размножения, поровое соединение типа 4 и уникальный способ образования тетраспор в увеличенных (расширенных) концептакулах — указывали на их независимый статус, что находит подтверждение и на уровне анализа последовательности гена SSU rRNA. Полагают, что среди флоридеевых это наиболее примитивный порядок.

Род гильденбрандия — Hildenbrandia имеет псевдопаренхиматозный таллом в виде корочки (рис. 318), прикрепленный к камням или другим субстратам. Обитает как в пресных, так и морских водах. В пресных водах встречается и в мелких, быстро текущих ручьях и в тихих озерах на глубине до 20 м. Пресноводные виды не образуют тетраспоры, а размножаются с помощью дискообразных прорагул, называемых «геммами».

Подкласс немалиофицидовые — Nemaliophycidae

Для представителей этого подкласса характерно наличие порового соединения с двумя шапочковыми слоями (типы 1, 2, 3). Подкласс содержит по-

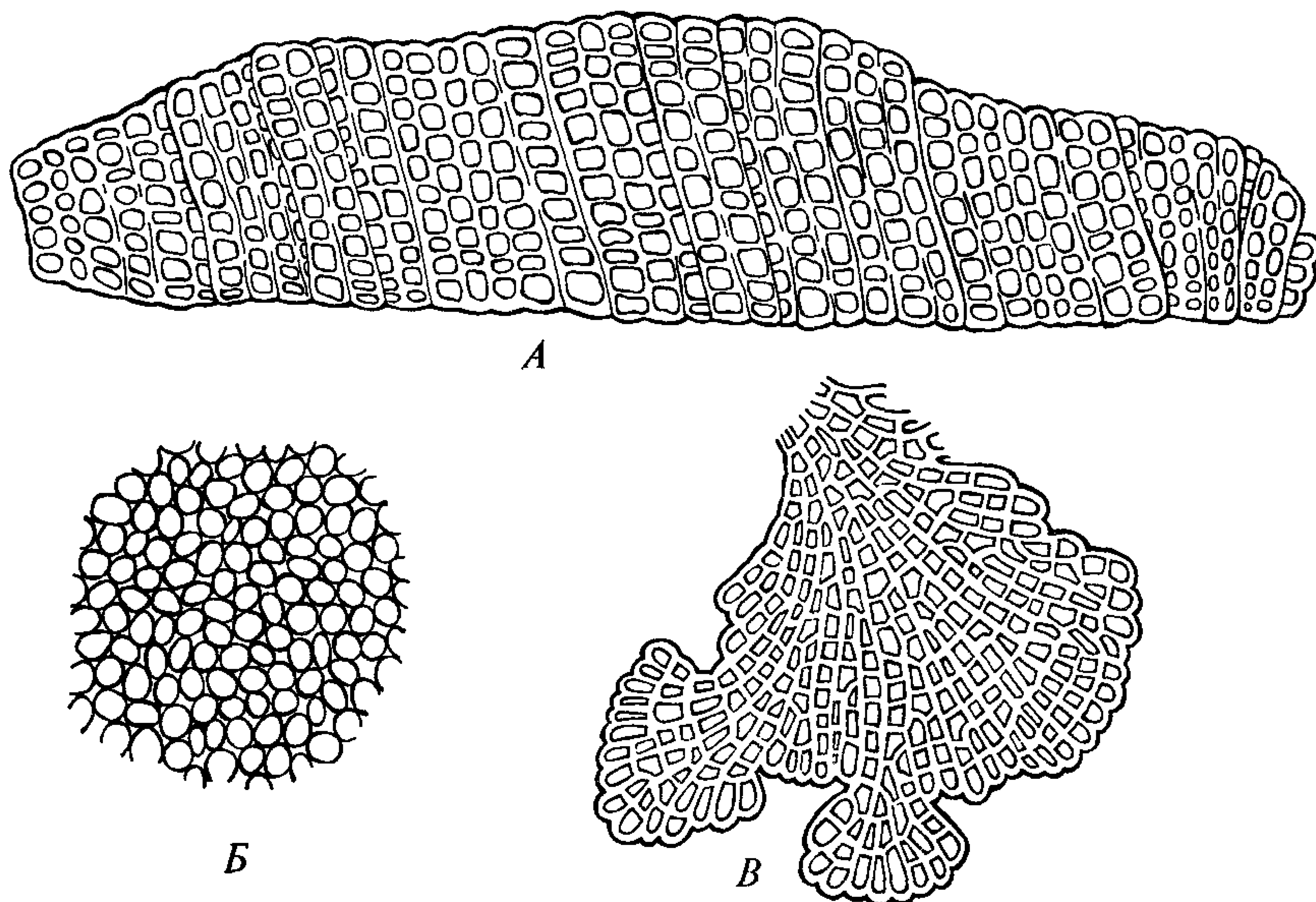


Рис. 318. *Hildenbrandia*:

А — продольный срез через слоевище; *Б* — нижняя поверхность слоевища; *В* — верхняя часть слоевища (К.Л. Виноградова и др., 1980)

рядки Acrochaetiales, Balbianiales*, Balliales*, Batrachospermales, Colaconematales*, Corallinales, Nemaliales, Palmariales, Rhodogorgonales*, Thoreales (порядки, отмеченные звездочкой, далее не рассматриваются).

Порядок кораллиновые — Corallinales

Порядок был описан в 1986 г. Для его представителей характерны многоосевые талломы; в клеточных стенках откладывается карбонат кальция; поровые соединения 3-го типа; тетраспорангии зональные или крестообразные; клетка, дающая начало карпогонной ветви (*несущая клетка*), функционирует как ауксиллярная; после оплодотворения образуется крупная клетка слияния, которая затем формирует гонимокарпы; карпогонная ветвь двухклетная; карпогоны, клетки слияния, гонимобласты и карпоспоры образуются внутри концептакулов; сперматангии и тетраспорангии также формируются в специальных концептакулах; жизненный цикл гаплодиплобионтный с изоморфной сменой поколений.

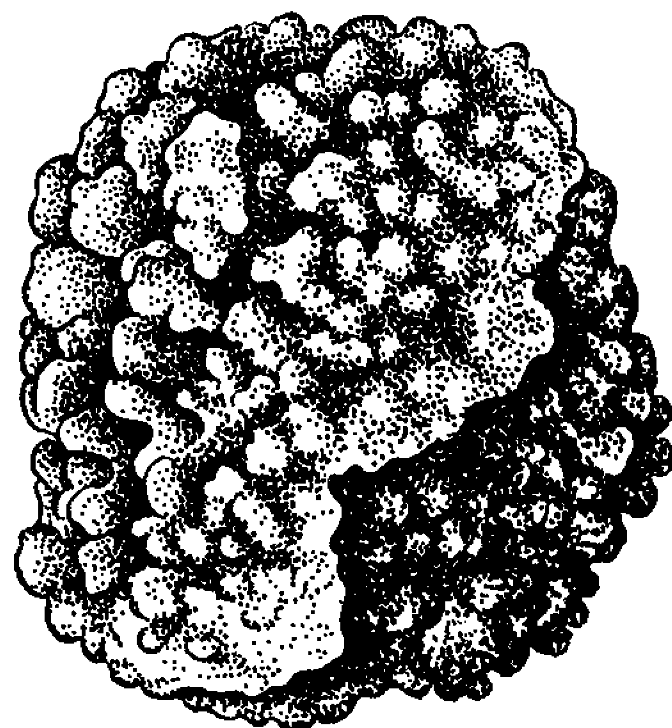


Рис. 319. *Lithothamnion*. Внешний вид таллома (Л.Л. Великанов и др., 1981)

Род литотамнион — Lithothamnion имеет многолетнее слоевище в виде корочек (рис. 319), веточек, кустиков, сильно пропитанных известью; из-за обильного ветвления иногда принимает округлую форму. Кустистое слоевище нечленис-

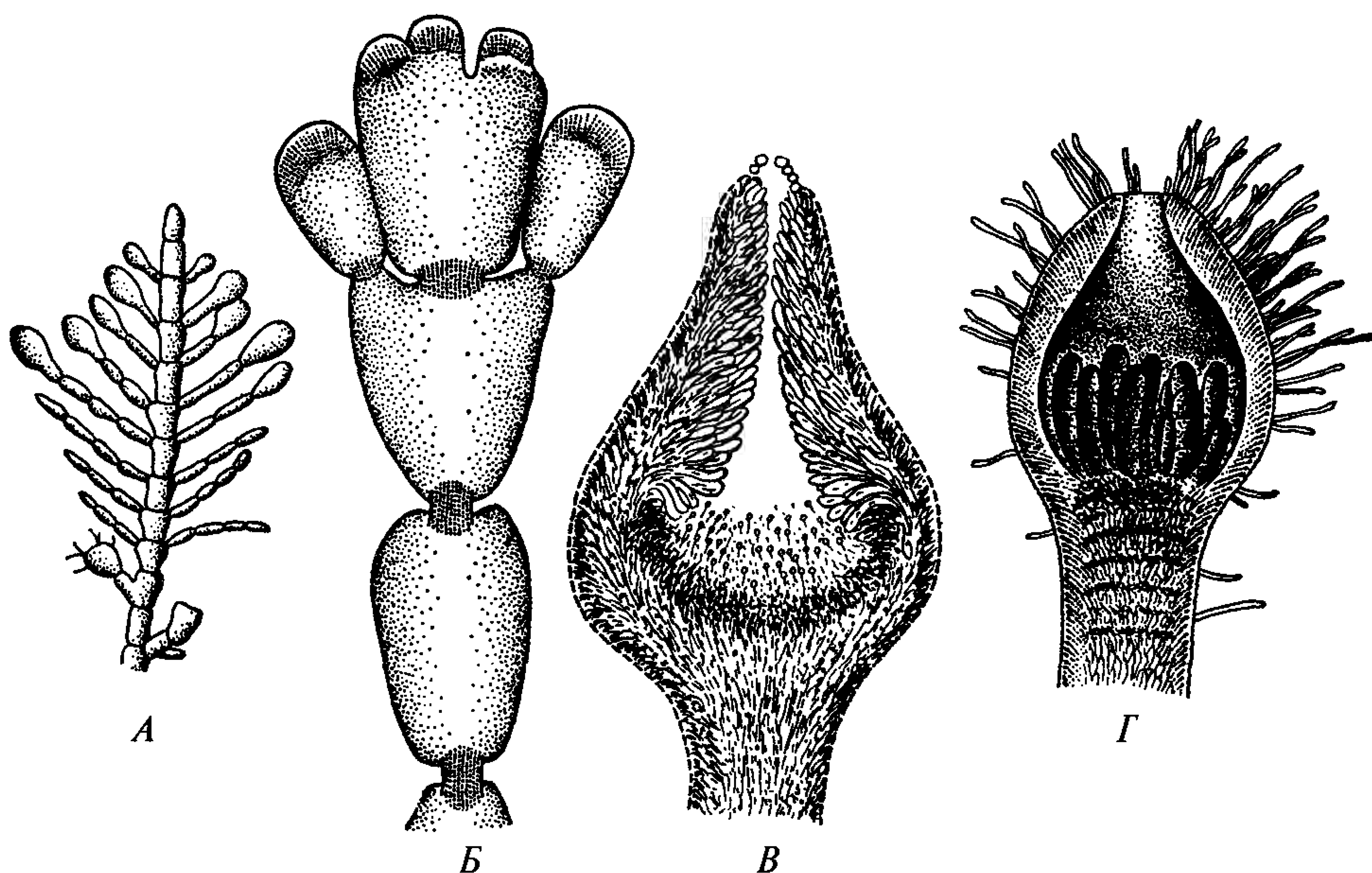


Рис. 320. *Corallina* (Л.Л. Великанов и др., 1981):

А — внешний вид; *Б* — членики с промежуточными сочленениями; *В* — концептакул со сперматангиями; *Г* — концептакул с тетраспорангиями

тое. Корки имеют приподнятые от грунта края, часто бородавчатые или снабженные более или менее длинными коралловидными выростами. В морях России встречается на камнях, скалах, гальке, раковинах молюсков в литорали и сублиторали.

Род кораллина — Corallina имеет многолетнее слоевище в виде отходящих от корковидного основания невысоких красивых растений с перистым или вильчатым ветвлением, напоминающих кораллы (рис. 320). Обызвествленные членики чередуются с лишенными извести сочленениями. Форма члеников — от цилиндрических до клиновидно-вееровидных, сильно сдавленных. *Corallina* широко распространена в морях России.

Порядок батрахоспермовые — Batrachospermales

Порядок был описан в 1982 г. для трех пресноводных семейств из порядка Nemaliales на основании уникального типа жизненного цикла, когда гаметофит возникает непосредственно на диплоидном спорофите в результате соматической редукции (рис. 321). Кроме того, поровые соединения одноосевых представителей (тип 2) отличаются от других немалиевых. В последнее время предлагается выделить многоосевые представители в самостоятельный порядок Thoreales.

Род батрахоспермум — Batrachospermum имеет слоевище в виде кустиков, по внешнему виду похожих на скопления лягушечьей икры, отсюда и название рода. Встречается в ручьях и реках с чистой прозрачной водой, в болотах и озерах. Слоевище от оливково-зеленого до стального цвета, достигающее 40 см в высоту, слизистое, рыхлое, с мутовчато-расположенными боковыми веточ-

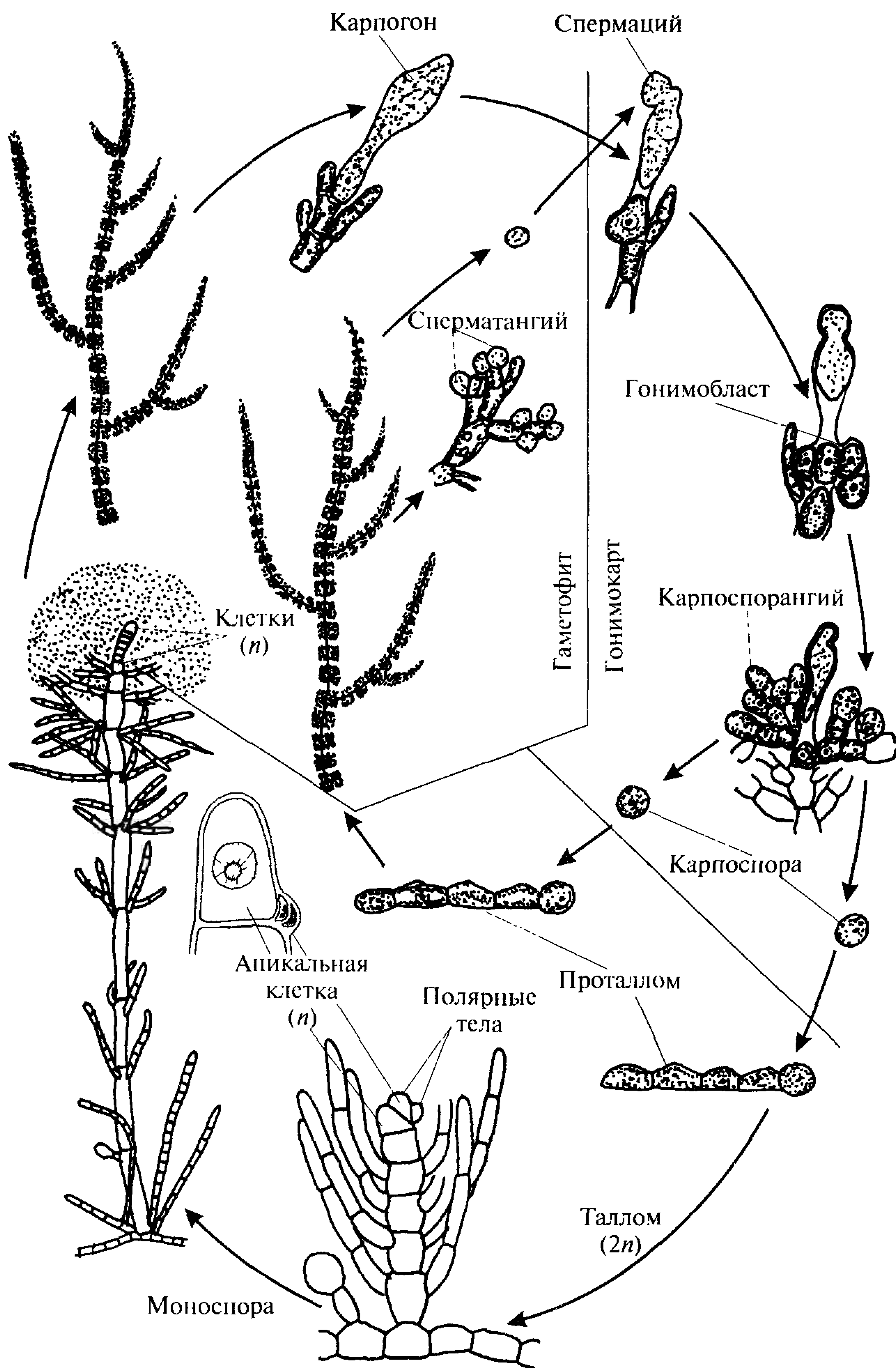


Рис. 321. Жизненный цикл *Batrachospermum* (R. E. Lee, 1999, с дополнениями)

ками ограниченного роста, которые придают слоевищу четковидный характер (см. рис. 321). Боковые веточки могут заканчиваться бесцветными волосками. Центральная ось состоит из одного ряда цилиндрических клеток, у многих видов она прикрыта корой из стелющихся нитей, берущих начало из оснований боковых разветвлений.

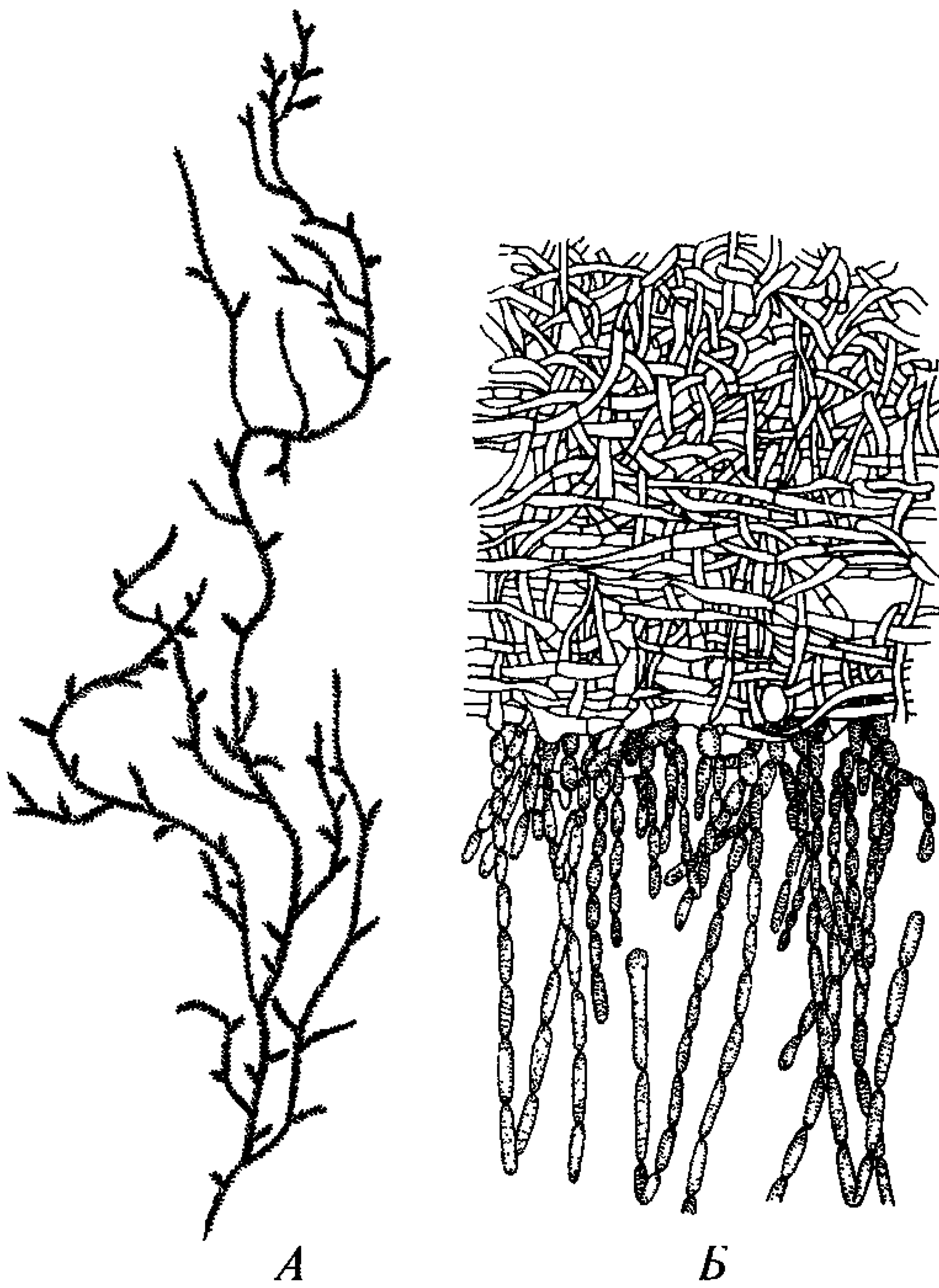


Рис. 322. *Thorea* (К.Л. Виноградова и др., 1980):

А — внешний вид таллома; *Б* — часть продольного среза слоевища

На боковых ветвях ограниченного роста формируются половые органы. Карпогон с трихогиной; после оплодотворения из брюшка карпогона вырастают ветвящиеся нити — гонимобласты, в клетках которых образуются карпоспоры. Совокупность карпоспорангиев имеет вид ягод малины и часто неправильно называется «цистокарпием» (в отличие от настоящего цистокарпия у него отсутствует оболочка). Из карпоспор развивается диплоидная микроскопическая стадия — *Chantransia*, на которой обычно формируются моноспорангии. С помощью моноспор она может сама себя воспроизводить. Для ряда представителей показано, что мейоз происходит в апикальной клетке *Chantransia* или той структуры, что морфологически уже является гаметофитной стадией. Таким образом, здесь мейоз соматический и не связан с образованием спор или гамет.

Порядок тореевые — Thoreales

Пресноводные представители с многоосевым гаметофитом, одноосевой стадией — *Chantransia*; поровые пробки с двумя шапочковыми слоями (наружный обычно плоский), шапочковые мембраны отсутствуют. Представители этого порядка обитают в пресных водах.

Род торея — Thorea имеет слоевище длиной 10—100 см, обильно и многократно разветвленное, слизистое, опушенное (рис. 322, *А*). Центральная ось слоевища состоит из пучка густо переплетенных, но несрастающихся нитей (рис. 322, *Б*). Коровый слой образован из плотно сомкнутых простых или разветвленных ассимиляционных нитей. Встречается на камнях в медленно и быстро текущих пресных водах.

Порядок немалиевые — Nemaliales

Талломы многоосевого строения цилиндрической или слегка уплощенной формы, разветвленные, более или менее слизистые; поровые соединения типа 1; тетраспорангии крестообразные. Ауксиллярные клетки отсутствуют. Карпогоны формируются на специальных карпогонных ветвях; гонимобласты образуются непосредственно из оплодотворенного карпогона. Жизненный цикл у большинства представителей гетероморфный, тетраспорофит редуцирован в карликовое растение (для рода *Galaxaura* показан изоморфный жизненный цикл).

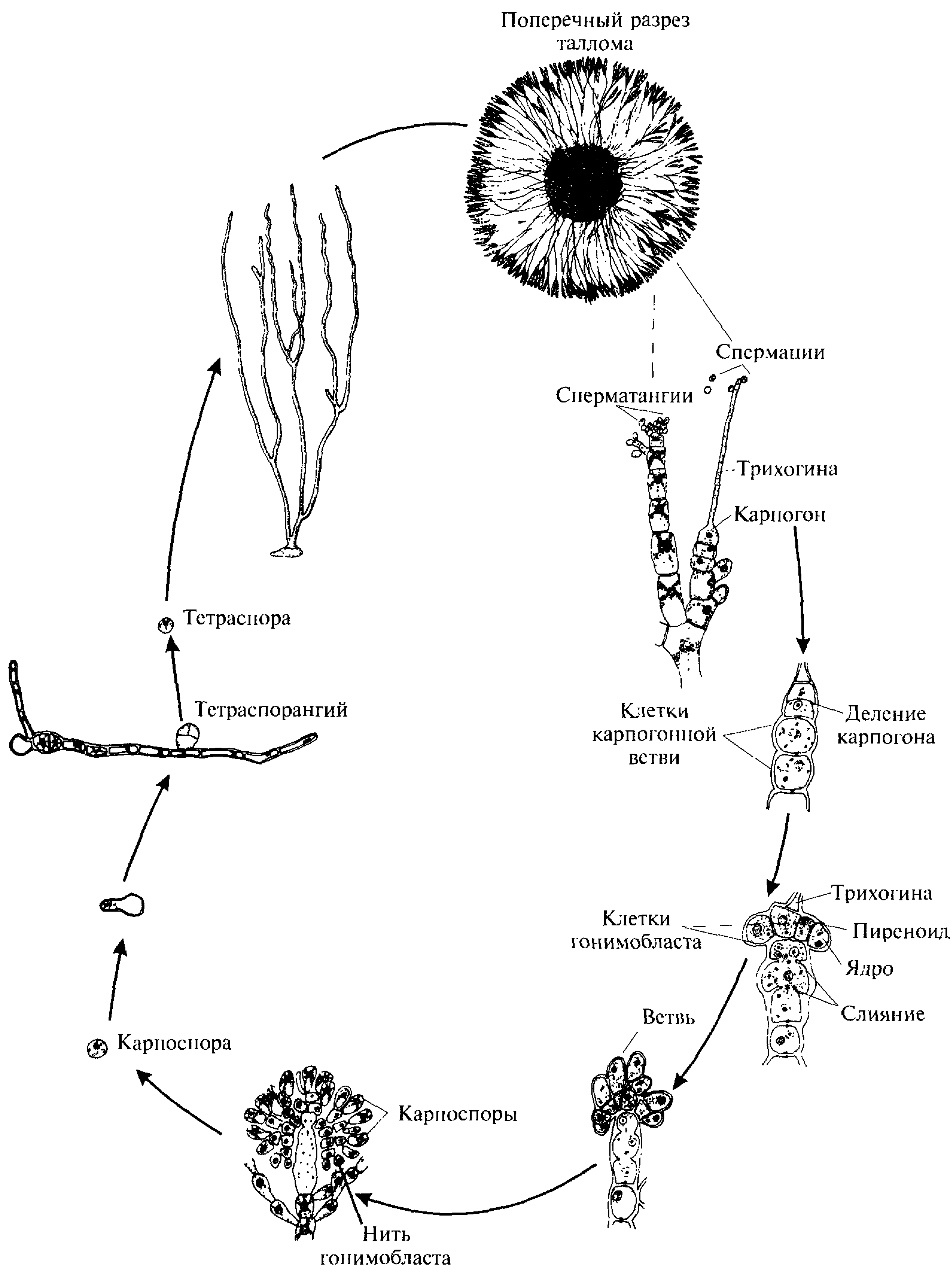
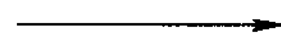


Рис. 323. Жизненный цикл *Nemalion* (R. E. Lee, 1999)

Род немалион — Nemalion имеет шнуровидное слоевище, простое или разветвленное (рис. 323), слизистое, темно-красного или бурого цвета. Цент-

Рис. 324. Жизненный цикл *Audouinella gynandra* (C. Hoek van den et al., 1995).

Толстые стрелки (*а*) — главный тип жизненного цикла; тонкие стрелки (*б*, *в*) — дополнительные; прерывистая стрелка (*г*) — жизненный цикл у близкого вида *A. pectinata*. *А* — однодомный гаметофит; *Б* — кариогамия в карпогоне гаметофита; *В* — диплоидная зигота (2*n*), которая развивается из карпогона; *Г* — образование из зиготы гонимобластов: ветвящихся, диплоидных, образующих споры нитей, которые вместе формируют гонимокарп; *Д* — образование из зиготы единственного карпоспорангия, формирующего единственную карпоспору; *Е* — образование из зиготы единственного тетраспорангия, который после мейоза (R!) образует 4 гаплоидные тетраспоры; *Ж* — тетраспорофит (диплоидный) формируется из карпоспоры; *З* — на гаплоидном гаметофите формируется тетраспорофит (диплоидный), который развивается непосредственно из зиготы, остающейся на гаметофите; *1* — гаметофит (*n*); *2* — карпогон (*n*); *3* — волосок; *4* — трихогина; *5* — сперматангий (*n*); *6* — спермаций (*n*); *7* — моноспорангий; *8* — моноспора; *9* — кариогамия; *10* — зигота (2*n*); *11* — гонимобласт (2*n*); *12* — карпоспорангий (2*n*); *13* — карпоспора (2*n*); *14* — остаток трихогины; *15* — тетраспорангий; *16* — тетраспора (*n*); *17* — тетраспорофит (2*n*); F! — оплодотворение



ральная часть слоевища состоит из пучка плотно соединенных клеточных нитей, от наружных клеток которого отходят тонкие разветвленные периферические нити. Концы нитей имеют многочисленные короткие веточки, собранные в маленькие пучочки.

Имеется гетероморфная смена жизненных форм. Сперматангии образуются на концах боковых ветвей. Карпогонная ветвь 3—5-клеточная. Карпоспоры прорастают в диплоидный нитчатый ветвящийся тетраспорофит, тетраспоры — в многоосевой шнуровидный таллом. В Японии этот вид употребляют в пищу.

Порядок акрохетиевые — Acrochaetiales

Талломы одноосевые нитчатые; имеются виды с поровыми соединениями типов 1 и 2; тетраспорангии крестообразные или крестообразные с поворотом. Ауксиллярные клетки и карпогонная ветвь отсутствуют. Базовый жизненный цикл — гаплодиплобионтный, с изоморфной сменой форм развития, но могут быть и другие варианты.

Большинство представителей — небольшие эпифиты и эндофиты.

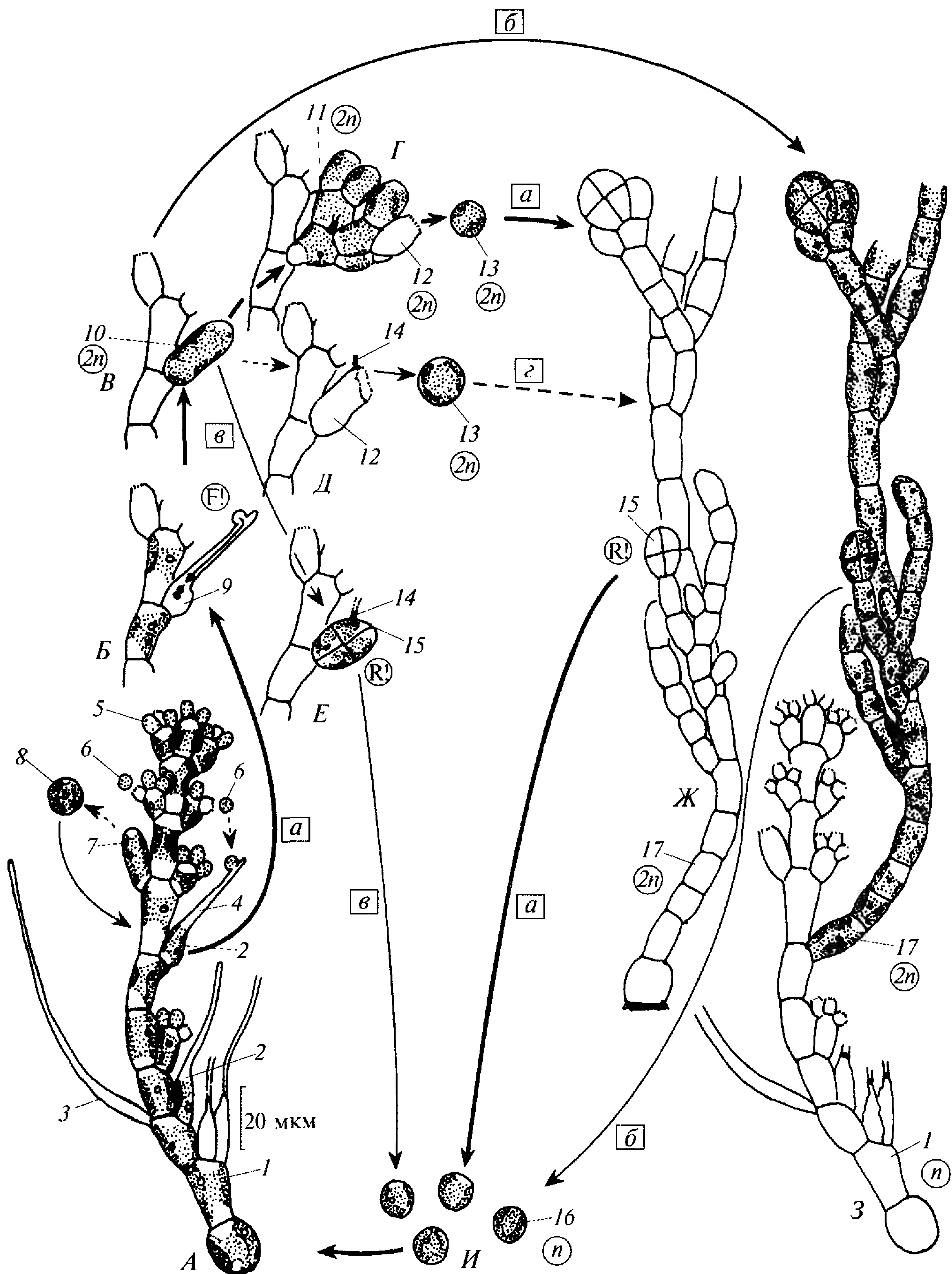
Ранее на основании анализа морфологических признаков полагали, что этот порядок наиболее древний среди флоридей.

В последнее время проведенные молекулярно-генетические исследования дают основание считать, что он более близок к пальмариевым, чем к гильденбрандиевым. Объем порядка пересматривается, и некоторые его роды перенесены в порядок Palmariales.

Род одуинелла — Audouinella объединяет более чем 300 видов водорослей, широко распространенных на морских побережьях по всему миру, несколько представителей встречается в пресных водах.

Для большинства видов известно только бесполое размножение с помощью моноспор.

У ряда видов изучены жизненные циклы, которые могут быть гаплодиплобионтными изоморфными или слегка гетероморфными.



Оплодотворенный карпогон может непосредственно развиваться в тетраспорофит, который остается прикрепленным на гаметофите, или прямо в тетраспорофит.

В последнем случае жизненный цикл становится гаплобионтным с зиготической редукцией. Оплодотворенный карпогон может развиваться и в единственный карпоспорангий, продуцирующий карпоспоры (рис. 324).

Порядок пальмариевые — Palmariales

Порядок был установлен в 1978 г. для нескольких таксонов, ранее относимых к порядку Rhodymeniales. Для пальмариевых характерны псевдопаренхиматозные талломы с многоосевым строением; поровые соединения 1-го типа; крестообразные тетраспорангии, способные к *пролиферации* (в оболочку пустого тетраспорангия врастает новый), каждый формируется на клетке-ножке. Ауксиллярные клетки, специальная карпогонная ветвь и гонимокарп отсутствуют; жизненный цикл или гаплодиплобионтный, при котором морфологически схожи только спорофит и мужской гаметофит, а женский гаметофит редуцирован, или гаплобионтный.

Род пальмария — Palmaria имеет слоевище в виде пластинки. Форма пролификаций и пластин варьирует от клиновидной, листовидной до линейной, часто рассеченной на лопасти. Слоевище формирует пролификации по краю и по поверхности. Мужские пластинчатые гаметофиты сходны с тетраспорофитами, которые развиваются на карликовых дисковидных женских особях (рис. 325). Наличие такого своеобразного жизненного цикла позволило выделить некоторые виды рода *Rhodymenia* в самостоятельный род *Palmaria*. Встре-

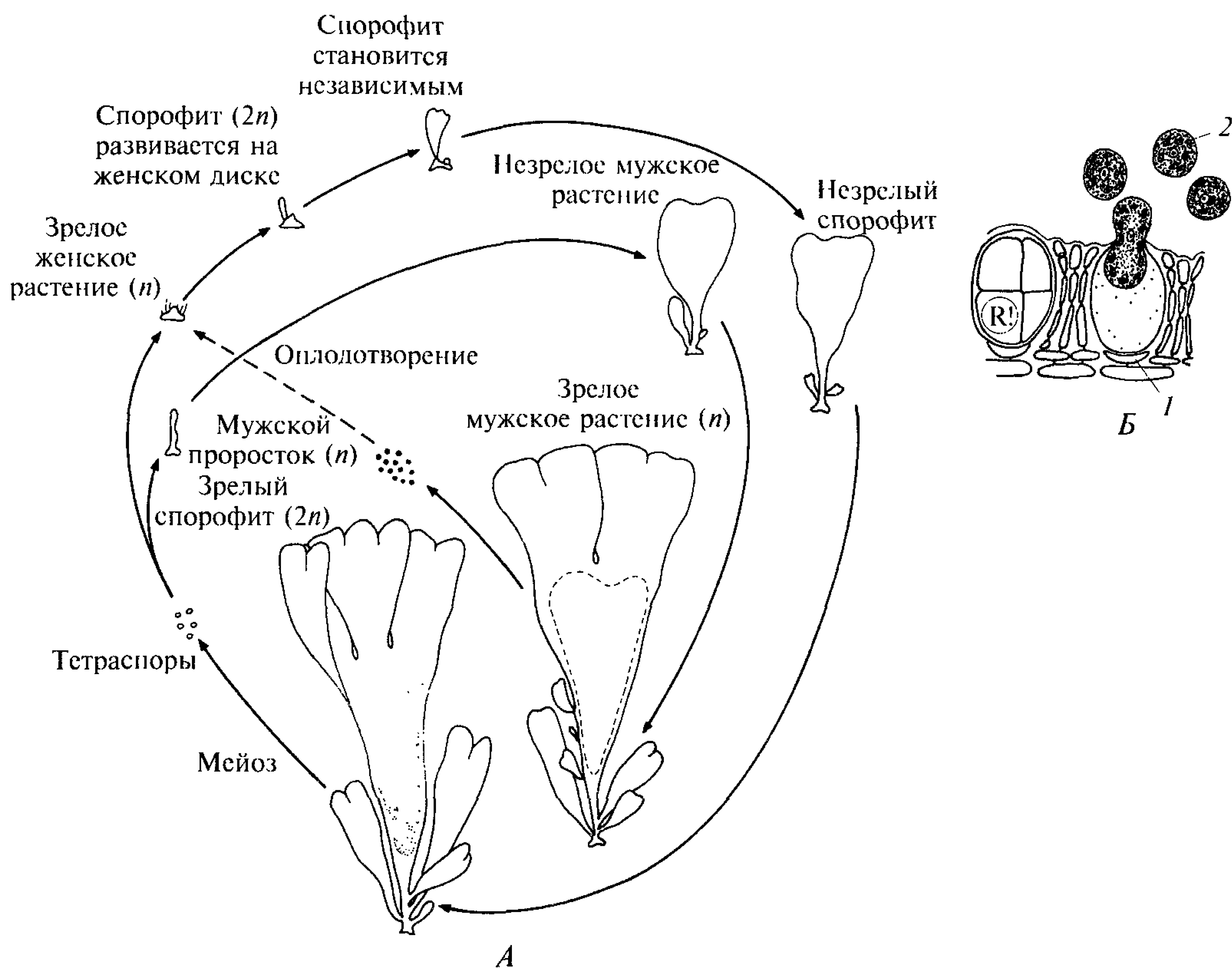


Рис. 325. *Palmaria*:

А — жизненный цикл (по G. R. South, A. Wittick, 1987); *Б* — выход тетраспор из тетраспорангия (по C. Hoek van den et al., 1995): *1* — клетка-ножка; *2* — тетраспоры; R! — мейоз

частся в нижней литорали и верхней сублиторали, прикрепленной к каменистому субстрату. В северных и восточных морях России распространена пальмария дланевидная — *P. palmata*. В ряде стран эту водоросль употребляют в пищу, в Исландии используют для стойлового откорма коров. Отмечено также, что исключительно эту водоросль поедают овцы, пасущиеся на побережье Шотландии.

Подкласс анфельциевые — Ahnfeltiophycidae

Подкласс содержит два порядка — Ahnfeltiales и Pihiellales (последний описан в 2003 г., в данном учебнике не рассматривается), для которых характерны: отсутствие и шапочки, и мембраны в поровых соединениях, карпогоны терминальные и сидячие, развитие карпоспорофитов наружное.

Порядок анфельциевые — Ahnfeltiales

Род *Ahnfeltia* в 1989 г. был выделен в самостоятельный порядок из семейства филлофоровые порядка гигартиновые на основании полностью внешних гонимокарпов, отсутствия сперматангиев, гетероморфного полового жизненного цикла с тетраспорофитом, ранее описанным как самостоятельный род *Porphyrodiscus*. Поровые соединения самого примитивного 7-го типа. Агарофиты.

Род анфельция — Ahnfeltia имеет хрящеватое слоевище, обычно сильно дихотомически или неправильно разветвленное, часто с короткими боковыми веточками (рис. 326), прикрепляется подошвой или ризоидообразными веточками. В женских сорусах на верхушках нитей формируются карпогоны. Их содержимое сливается с неспециализированной вегетативной клеткой. Из оплодотворенного карпогона развиваются гонимобласты. При прорастании карпоспор формируется корочковидный тетраспорофит. Тетраспорангии зональные. В России встречается в северных и дальневосточных морях, обитает в литоральной и сублиторальной зоне на каменистых и песчаных грунтах. Анфельция тобучинская (*A. tobuchiensis*) произрастает в дальневосточных морях Тихого океана, где может образовывать обширные естественные заросли, размножается только вегетативно. Содержание агара в этой водоросли колеблется в зависимости от места сбора от 12,6 до 32,6 % на сухую массу. На Белом море промышленным агарофитом является анфельция складчатая (*A. plicata*).

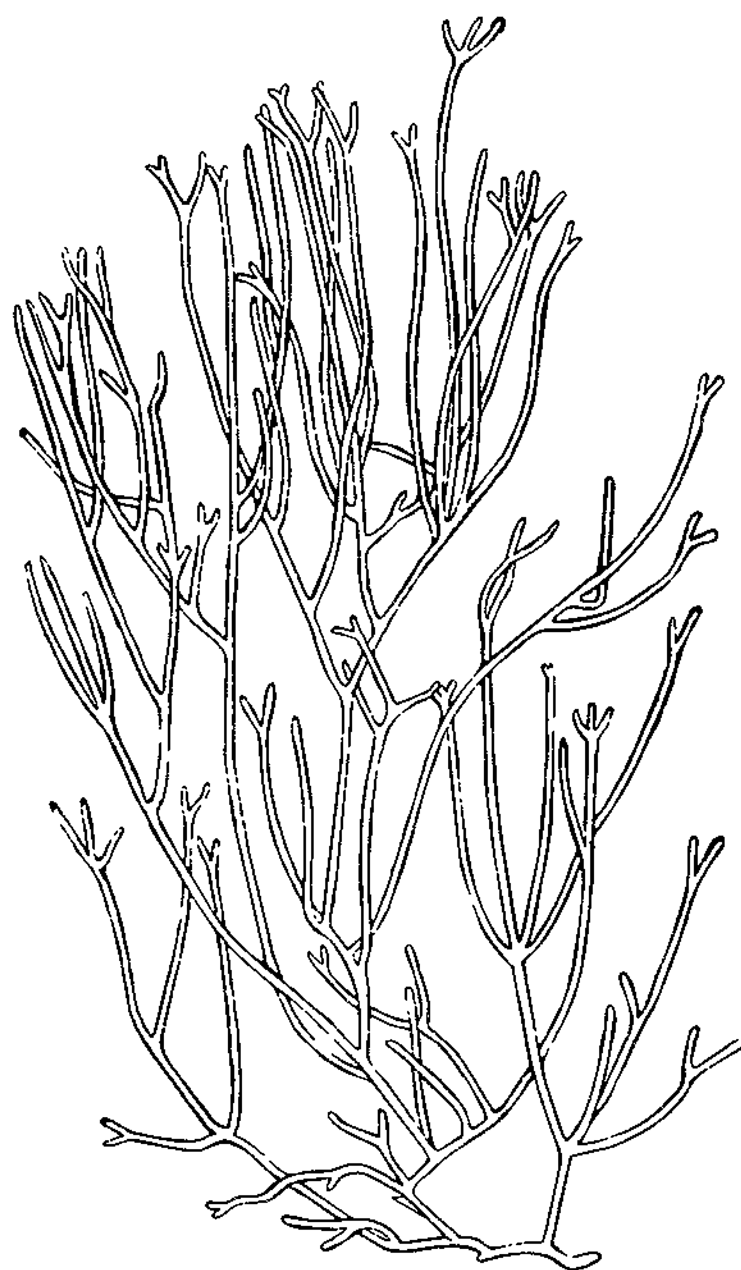


Рис. 326. *Ahnfeltia*. Внешний вид таллома (F. E. Fritsch, 1945)

Подкласс родимениофицидовые — Rhodymeniophycidae

Подкласс включает красные водоросли с трехфазным жизненным циклом. Карпоспорофит развивается прямо из карпогона или клетки-слияния, а также после слияния с ауксиллярной клеткой; поровые пробки только с мембранами (единственная внутренняя шапочка у гелидиевых). К подклассу относят порядки Bonnemaisoniales, Ceramiales, Gelidiales, Gigartinales, Gracilariales, Halymeniales*, Nemastomatales*, Plocamiales, Rhodymeniales (порядки, отмеченные звездочкой, далее не рассматриваются).

Порядок гелидиевые — Gelidiales

Порядок насчитывает всего 10 родов и более 100 видов красных водорослей. Для гелидиевых характерны: наличие одноосевых нитей, ветвление которых приводит к образованию псевдопаренхимы; поровые пробки 4-го типа; особый тип прорастания спор (на ранних стадиях их прорастания формируется плотный узелок клеток, от которого вниз отходит один или несколько первичных ризоидов, а вверх — вертикальные побеги); крестообразные тетраспорангии; карпогоны после оплодотворения образуют гонимобласты, которые сливаются с клетками ветвящихся «питающих» нитей.

Жизненный цикл гаплодиплобионтный с изоморфным чередованием поколений. Агарофиты.

На основании морфологических особенностей этот порядок сближали с гильденбрандиевыми, но молекулярно-генетический анализ не подтвердил близость этих организмов.

Все гелидиевые — морские виды, встречающиеся в тропических морях и теплых морях умеренных широт. В прибрежных российских водах Черного и Японского морей встречаются в количествах, недостаточных для использования в качестве агарофитов.

Род гелидиум — Gelidium имеет цилиндрическое или уплощенное слоевище, разветвленное travisto или неправильно, хрящеватое (рис. 327), длиной от нескольких сантиметров до нескольких десятков сантиметров. Центральная часть состоит из осевой нити и окружающих ее плотно соединенных клеток, коровый слой — из радиально расположенных, плотно прилегающих друг к другу клеток.

Жизненный цикл с изоморфным чередованием форм развития. Желирующие вещества у водорослей некоторых видов составляют 25—30 % по сухому весу.

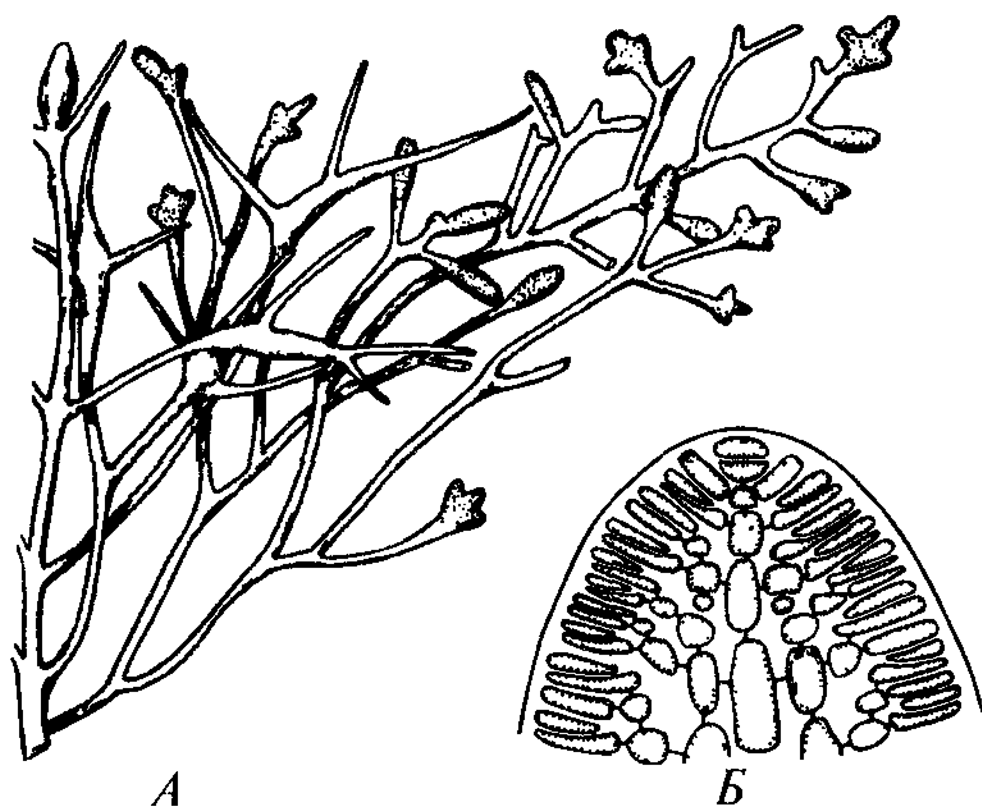


Рис. 327. *Gelidium* (Fritsch F. E., 1945):
А — внешний вид таллома; *Б* — разрез через верхушку одноосевого таллома

Порядок боннемезониевые — Bonnemaisoniales

Талломы имеют одноосевое строение; поровое соединение типа 6; карпогонная ветвь трехклетная. Имеется цистокарп, его оболочка начинает формироваться до оплодотворения; карпогон, ауксиллярные клетки, клетки карпогонной ветви, несущая клетка сливаются с клетками основания цистокарпа, образуя крупную клетку слияния, от которой начинают формироваться карпоспоры. Жизненный цикл гаплодиплобионтный с гетероморфной сменой форм развития: крупный гаметофит, тетраспорофит микроскопический нитчатый или в виде корочки. Ранее был известен как три самостоятельных рода водорослей из церамиевых (*Falkenbergia*, *Hymenoclonium*, *Trailiella*).

Род аспарагопсис — Asparagopsis. Гаметофит — крупная (до 10 см) густо ветвящаяся водоросль, берущая начало от горизонтальных столонов (рис. 328). Тетраспорофит имеет вид маленьких (до 1 см в диаметре) помпонов. Ранее назывался *Falkenbergia*.

Порядок грациляриевые — Gracilariales

Порядок был установлен в 1989 г. Талломы одноосевые с апикальным ростом. Спермации формируются в концептакулах. Карпоспорофит развивается непосредственно из карпогонной клетки слияния; имеются цистокарпы. Жизненный цикл с изоморфной сменой форм развития. Важные агарофиты. Молекулярные данные поддерживают выделение этого порядка.

Род грацилярия — Gracilaria. Слоевище цилиндрическое, плоское или пластинчатое, дихотомически или неправильно разветвленное, прикрепленное (рис. 329).

Ветви иногда снабжены небольшими проростками. Имеется чередование поколений, где гаметофит и спорофит имеют одинаковое строение. Встречаются в литорали и сублиторали на камнях, раковинах моллюсков. Некоторые виды съедобны.

Водоросли этого рода интенсивно используются в мировом производстве агара. Содержание агара в черноморских и дальневосточных сборах —



Рис. 328. *Asparagopsis*. Внешний вид таллома (F. E. Fritsch, 1945)

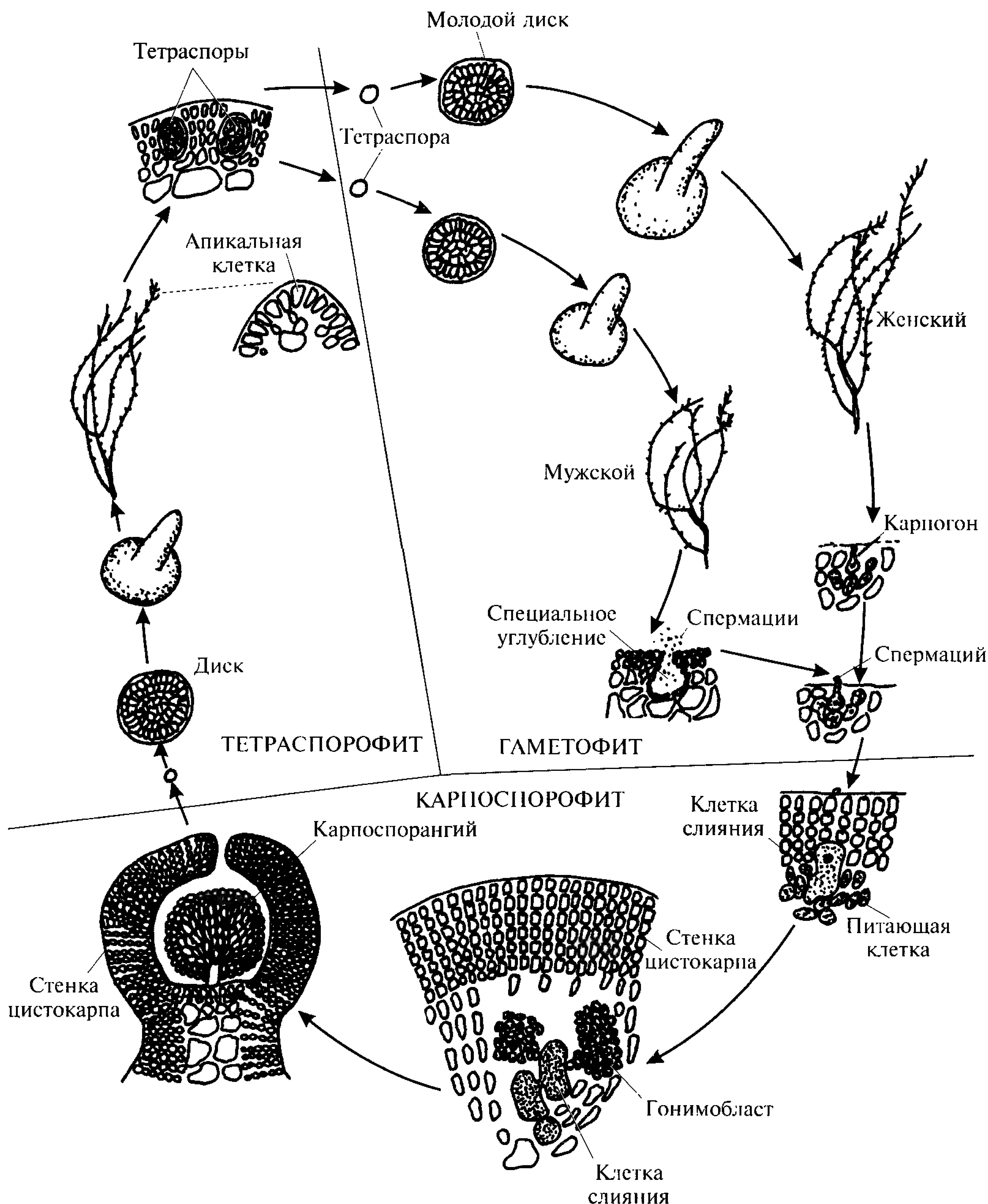


Рис. 329. Жизненный цикл *Gracilaria*
(R. E. Lee, 1999)

от 20 до 32 % сухой массы. Хотя в морях России они не образует промысловых скоплений, но по своим свойствам (быстрые темпы роста, устойчивость к замутненности и загрязнению, широкий диапазон температур, солености и др.) являются перспективным объектом культивирования.

Порядок гигартиновые — Gigartinales

В 1985 г. было предложено объединить порядки Cryptonemiales и Gigartinales, различающиеся по положению и происхождению ауксиллярных клеток, в один мега-порядок Gigartinales, насчитывающий около 40 семейств. Позднее семейства кораллиновые и грациляриевые, а также род анфельция были выделены в самостоятельные порядки. Затем с помощью филогенетического анализа был установлен порядок плокамиевые. Позднее семейства халимениевые и себдениевые были выделены в новый порядок Halymeniales.

Талломы варьируют по форме, одноосевые или многоосевые. Поровые соединения 6-го типа. Тетраспорангии крестообразные или линейные; ауксиллярные клетки формируются до оплодотворения карпогона; карпогонная ветвь может быть более или менее дифференцирована. Жизненный цикл гаплодиплобионтный с изморфной или гетероморфной (редуцирован тетраспорофит до небольших корочек) сменой форм развития.

Порядок полифелитичный. В последние годы предприняты попытки разделить порядок гигартиновые на три порядка — Dumontiales, Sphaerococcales и Gigartinales, что пока не нашло очевидной поддержки у большинства альгологов.



Рис. 330. Внешний вид таллома *Dumontia* (*А*, *Б* — разрез через верхушку); *Chondrus* (*В*) и *Mastocarpus* (*Г*) (F. E. Fritsch, 1945):

1 — осевые клетки; *2* — базальные клетки боковой ветви; *3* — поверхностный слой клеток; *4* — базальный диск; *5* — папиллы

Род дюмонтия — Dumontia имеет многоосевое слоевище длиной до 20—60 см, трубчатое или сдавленное, неправильно разветвленное, с маленьким стебельком, прикрепленное подошвой (рис. 330, *А*, *Б*). Жизненный цикл с изоморфной сменой форм развития. Талломы двудомные, однолетние. Встречается преимущественно в морях умеренной зоны на мелководьях, часто в литоральных лужах во внутренних частях заливов и бухт. Особенно хорошо развивается в местах скопления мидий.

Род хондрус — Chondrus имеет плоское слоевище, дихотомически, правильно или неправильно разветвленное, обычно грубое, хрящеватое, со столиком, прикрепляется к субстрату с помощью подошвы (рис. 330, *В*). Концы ветвей заостренные или тупые, курчавые. Центр каждой ветви состоит из многих нитей, расположенных параллельно и анастомозирующих между собой, формируя вторичные поровые соединения. Тетраспорангии развиваются на клетках центральной части слоевища как короткие разветвленные нити, все клетки которых при созревании превращаются в тетраспоры. *Chondrus* используется для производства каррагинана. В Ирландии эту водоросль применяют для откорма и лечения крупного рогатого скота.

Род мастокарпус — Mastocarpus имеет плоское слоевище, цельное или разветвленное. Ветвление может быть дихотомическим, неправильно или почти перисто-разветвленным, с коротким стволиком, оканчивающимся подошвой (рис. 330, *Г*). Ветви или узкие, или широкие, с краями цельными, зубчатыми или покрытыми разнообразной формы короткими выростами. Отличается от близкого рода *Gigartina* строением цистокарпа и гетероморфным циклом развития (имеют тетраспорофит типа *Petrocelis*). Жизненный цикл в некоторых популяциях может быть усложнен тем, что карпоспоры развиваются непосредственно в женские гаметофиты, несущие гонимокарпы. Распространен в Северном полушарии, в холодных и умеренных областях Атлантического и Тихого океанов, используется для получения каррагинанов.

Порядок родимениевые — Rhodymeniales

Талломы псевдопаренхиматозные, многоосевые, в виде прямых пластинок, часто дихотомически ветвящихся, или цилиндрические. Поровые пробочки 6-го типа. Тетраспорангии обычно тетраэдрические, иногда крестообразные. Ауксиллярная клетка образуется до оплодотворения карпогона как дочерняя клетка несущей клетки; имеется прокарп; карпогон формируется на трех-четырехклеточной карпогонной ветви; имеется цистокарпий. Жизненный цикл гаплодиплобионтный с изоморфной сменой форм развития.

Небольшой порядок морских водорослей, отличающийся способом формирования ауксиллярной клетки. Карпогонная ветвь развивается от несущей клетки, от которой также отчленяются две материнские ауксиллярные клетки. Дочерние клетки материнских клеток становятся ауксиллярными. Их обособление происходит незадолго до оплодотворения. После оплодотворения карпогон сливается с ауксиллярной клеткой. Далее карпогон, ауксиллярные клетки, материнские ауксиллярные клетки и несколько клеток основания цистокарпа формируют одну крупную многоядерную клетку слияния, на поверхности которой и формируются карпоспоры.

К этому порядку близок порядок Halymeniales; для которого характерны нефибриллярные полисахариды (ни агары, ни каррагинаны, а их гибриды, названные «каррагары»).



Рис. 331. *Rhodymenia pertusa*. Внешний вид таллома (Л. П. Перестенко, 1994)

Род родимения — Rhodymenia. На Дальнем Востоке и Камчатке на глубине до 32 м на камнях и раковинах встречается родимения продырявленная — *Rh. pertusa*, имеющая овальную или широкосердцевидную пластинку. Длина водоросли до 14—30 см, цвет желтовато-розовый (рис. 331). Ее клиновидное основание заканчивается коротким черешком, вся пластина покрыта крупными и мелкими отверстиями.

Порядок плокамиевые — Plocamiales

Порядок был выделен из гигартиновых в 1994 г. на основании анализа последовательности гена SSU rRNA.

Род плокамиум — Plocamium (рис. 332) широко распространен в морях планеты. Жизненный цикл — гаплодиплобионтный со спорической редукцией и изоморфной сменой форм развития. На тетраспорофите на специализированных вздутых веточках формируются тетраспорангии, в которых образуются 4 зонально расположенные споры, две из которых прорастают в мужские растения, две — в женские. Некоторые виды *Plocamium* являются природными продуцентами галогенированных монотерпенов, которые могут быть изолированы (монотерпены — углеводороды, содержащие галогены Cl, Br, I и др.). Биологическая роль галогенированных монотерпенов связана с их цитотоксичностью. Они обладают антимикробным, антипищевым и антигрибным действием.

Порядок церамиевые — Ceramiales

Талломы одноосевого строения; поровые пробочки 6-го типа. Тетраспорангии обычно тетраэдрические, но встречаются и крестообразные. Ауксиллярная клетка отделяется от несущей клетки карпогонной ветви только после оплодотворения карпогона; несущая клетка, ауксиллярная клетка и карпогонная ветвь образуют прокарп; карпогонная ветвь четырехклетная; формируется цистокарпий. Жизненный цикл гаплодиплобионтный с изоморфной сменой генераций.

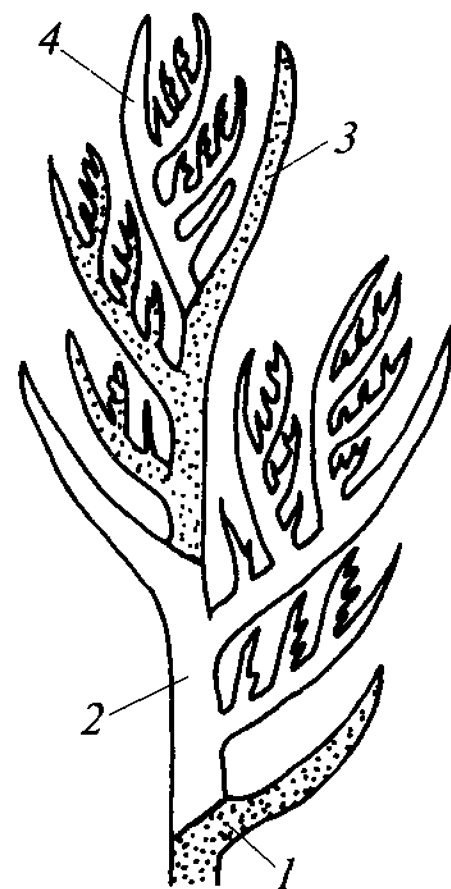


Рис. 332. *Plocamium* (G. R. South, A. Wittick, 1987).

Показан характер ветвления (*1—4*): каждый последовательный участок таллома включает два ветвящихся боковых выроста и один неветвящийся; каждая веточка оканчивается единственной апикальной клеткой

Самый крупный порядок красных водорослей (около половины всех родов и трети всех видов красных водорослей). Простейшие представители имеют вид разветвленного кустика, сложенного из одного ряда многоядерных клеток. Такой таллом представлен у водорослей из рода *Callithamnion*. Другие представители церамиевых имеют вид ветвящихся пластинок. Например, у *Delesseria* слоевище в виде сидящих на стебельках листовидных пластин. Пластины однослойные, овальной или ланцетной формы, с ровными, часто волнистыми краями, со средней жилкой и отходящими от нее параллельно расположенными супротивными боковыми жилками. Новые пластины развиваются только от среднего ребра.

Род церамиум — Ceramium. Название рода произошло от греч. *керас* — рог, так как концы ветвей часто дают характерные загибы, напоминающие бараньи рога. Слоевище грубонитевидное, сильно псевдодихотомически разветвленное (рис. 333). Основные ветви покрыты дополнительными разветвленными или простыми веточками. Нити членистые, из крупных клеток, покрыты корой или на всем протяжении, или на отдельных участках. Растет в литорали и сублиторали на каменисто-галечных грунтах и на других водорослях почти во всех морях, омывающих территорию России.

Род полисифония — Polysiphonia. Название рода отражает анатомическое строение таллома. Слоевище кустистое, тонко- или грубонитевидное, сильно разветвленное, членистое, до 25 см высотой, прикрепленное дисковидной подошвой или нитевидными отростками с ризоидами и присосками. Апикальная клетка отчленяет сегменты, которые на некотором расстоянии от нее претерпевают последовательные деления продольными перегородками, в результате чего отчленяется ряд (4—25) периферических перицентральных клеток. Это приводит к тому, что клетки центральной оси (центрального сифона) окружены перицентральными коровыми клетками. Половые органы возникают на особых веточках, имеющих моносифонное строение (рис. 334). Карпоспоры развиваются внутри цистокарпия. По созревании диплоидные карпо-

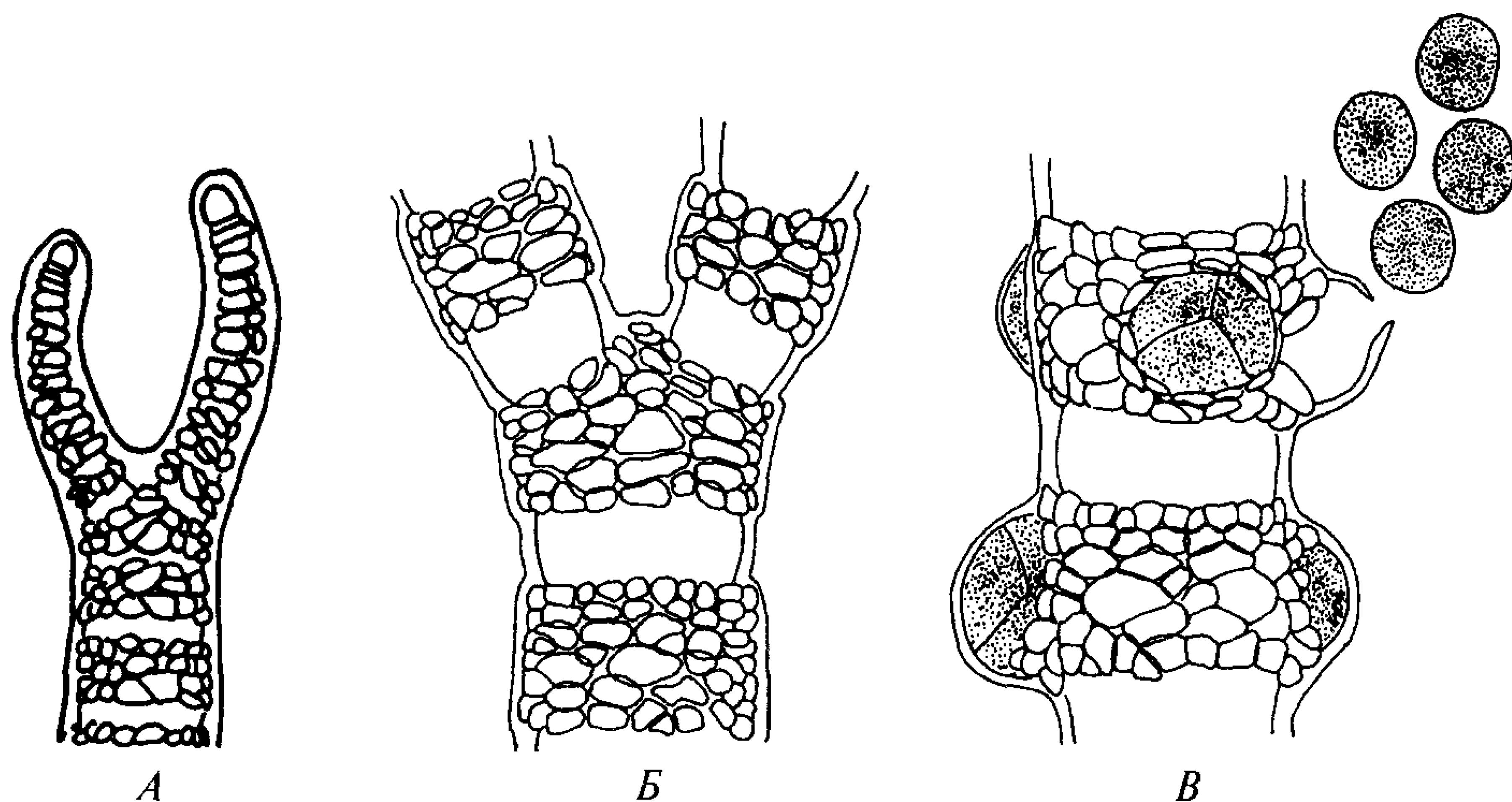


Рис. 333. *Ceramium* (C. Hoek van den et al., 1995):
А — кончик молодой нити; *Б* — фрагмент таллома; *В* — тетраспорангии и выход тетраспор

Рис. 334. Жизненный цикл *Polysiphonia* (G. R. South, A. Whittick, 1987)

споры вываливаются из цистокарпия и прорастают в тетраспорофиты, морфологически сходные с гаметофитами. На тетраспорофите в тетраспорангии превращаются перицентральные клетки. В тетраспорангиях развиваются по четыре тетраспоры в углах тетраэдра (см. рис. 334), при их образовании происходит мейоз.

ЦАРСТВО ЗЕЛЕНЫЕ РАСТЕНИЯ – VIRIDIPLANTAE

Царство зеленых растений объединяет все зеленые водоросли (в широком смысле) и высшие растения. Организмы, относящиеся к этому царству, имеют хлоропласты, у которых оболочка состоит из двух мембран; тилакоиды

собраны в стопки; присутствуют хлорофиллы *a* и *b*; крахмал откладывается в строме хлоропласта; в переходной зоне жгутиков присутствует звездчатое образование. Внутри царства выделяют две сестринские группы: одну, называемую стрептофита, которую составляют высшие растения и харофиты, и вторую, называемую хлорофита, куда входят все остальные зеленые водоросли.

Зеленые водоросли (в широком смысле)

Общая характеристика

1. Одноклеточные, колониальные и многоклеточные формы. Представлены все типы морфологической дифференциации таллома, за исключением амебоидной.

2. Жгутиков чаще всего два, но может быть больше. Жгутики типичного строения, чаще одинаковой длины, без трехчастных мастигонем. В переходной зоне может присутствовать звездчатая структура (см. рис. 19, т. 1). Базальные тела смещены относительно друг друга по часовой или против часовой стрелки, или расположены напротив друг друга (см. рис. 335). Микротрубочковые корешки прикреплены крестообразно или асимметрично. У представителей с асимметрично расположенными микрокорешками имеется широкий, в виде ленты, микротрубочковый корешок, связанный с многослойной структурой (см. рис. 335).

3. Хлоропласты покрыты двумя мембранами (см. рис. 24, *Д*, т. 1), как у глаукоцистофитовых и красных водорослей и у высших растений.

4. Ламеллы содержат от 2 до 6 или более тилакоидов; формируются также псевдограны и граны. Опоясывающая ламелла отсутствует.

5. Пигменты — хлорофиллы *a* и *b*, у некоторых празинофициевых присутствует хлорофилл *c*. Из дополнительных пигментов наиболее важен лютеин, у бриопсидовых наиболее важны сифонеин и сифоноксантин.

6. Кольцевые молекулы хлоропластной ДНК имеют вид маленьких шариков (нуклеоидов) и распределены по всему хлоропласту. ДНК никогда не организуется в виде единственного кольцевого нуклеоида.

7. Пиреноиды, если присутствуют, часто пронизаны тилакоидами. Каждый окружен обкладкой из крахмала.

8. Запасной продукт — крахмал, который откладывается в виде зерен в строме хлоропласта.

9. Глазок расположен в хлоропласте и состоит из нескольких рядов пигментных глобул.

10. Митохондрии с пластинчатыми кристами (см. рис. 22, *А*, т. 1).

11. Основной компонент клеточной стенки — целлюлоза, у некоторых — ксилан, маннан.

12. Митоз может быть открытым, полузакрытым и закрытым (в том числе и метацентрическим) (см. рис. 33, т. 1).

13. Цитокинез происходит за счет образования борозды деления или формирования клеточной пластинки при помощи фрагмопласта и фикопласта (см. рис. 34, т. 1).

14. Размножение вегетативное, бесполое (зооспорами, апланоспорами, автоспорами) и половое (все типы полового процесса).

15. Основной тип жизненного цикла — гаплобионтный с зиготической редукцией, хотя имеются все остальные типы жизненных циклов.

16. Автотрофы, миксотрофы, гетеротрофы.

17. Встречаются в пресных и морских водах, в почве и в наземных условиях.

Зеленые водоросли (в широком смысле, включая харофитов) — одна из обширных групп водорослей, насчитывающая около 500 родов и приблизительно 8 000 видов (по некоторым оценкам, 13 000—20 000 видов). В морфологическом отношении они также отличаются большим разнообразием. Среди них встречаются одноклеточные, колониальные, в том числе ценобиальные, и многоклеточные представители. Чрезвычайно велик и диапазон их размеров — от нескольких микрон до нескольких метров. Из известных типов организации таллома у зеленых водорослей отсутствует только амебоидный. Иногда амебоидными могут быть репродуктивные клетки (например, у некоторых Chaetophorales).

Таллом. У зеленых водорослей известны следующие типы дифференциации таллома:

1) монадный (например, *Chlamydomonas*, *Volvox*, *Gonium*);
2) пальмеллоидный, или тетраспоральный (*Tetraspora*, *Sphaerocystis*);
3) коккоидный (*Chlorella*, *Hydrodictyon*);
4) сарциноидный (*Chlorosarcinopsis*);
5) трихальный, или нитчатый (*Ulothrix*, *Spyrogira*);
6) гетеротрихальный, или разнонитчатый (*Chara*, *Stigeoclonium*);
7) псевдопаренхиматозный (*Protoderma*);
8) паренхиматозный (*Ulva*, *Ulvaria*);
9) сифональный (*Caulerpa*, *Bryopsis*);
10) сифонокладальный (*Cladophora*, *Dictyosphaeria*).

Жгутиковый аппарат. Монадные клетки и стадии зеленых водорослей изоконтные, редко гетероконтные. Количество жгутиков на одну клетку у них может быть различным — 1, 2, 4, 8, 16 и более (до 120). У эдогониевых и некоторых бриопсидовых многочисленные жгутики собраны в виде венчика на переднем конце клетки; такие клетки называются *стефаноконтными* (см. рис. 367, *Ж*). Характерной особенностью переходной зоны жгутиков зеленых водорослей является наличие в ней звездчатого тела (см. рис. 19, т. 1).

По расположению микротрубочковых корешков жгутиковый аппарат зеленых водорослей можно подразделить на две группы, которые соответствуют двум главным основным филетическим группам зеленых водорослей. Для первой группы, куда относят классы Chlorophycea, Trebuxiophycea и Ulvophyceae, характерно *крестообразное расположение* микротрубочковых корешков, причем двухмикротрубочковые корешки расположены перпендикулярно к корешкам, у которых число микротрубочек может варьировать. Такая аранжировка микротрубочковых корешков называется X-2-X-2. Эта запись отражает тот факт, что два корешка обычно содержат по две микротрубочки, в то время как два других корешка могут иметь различное число микротрубочек (от 3 до 8 у разных таксонов). У водорослей из этой группы существует три варианта расположения базальных тел жгутиков: 1) базальные тела расположены друг напротив друга (12—6 ч) (класс Chlorophycea) (рис. 335, *В*); 2) базальные тела сдвинуты по часовой стрелке (1—7 ч) и не перекрываются (класс Chlorophycea) (рис. 335, *А*); 3) базальные тела сдвинуты

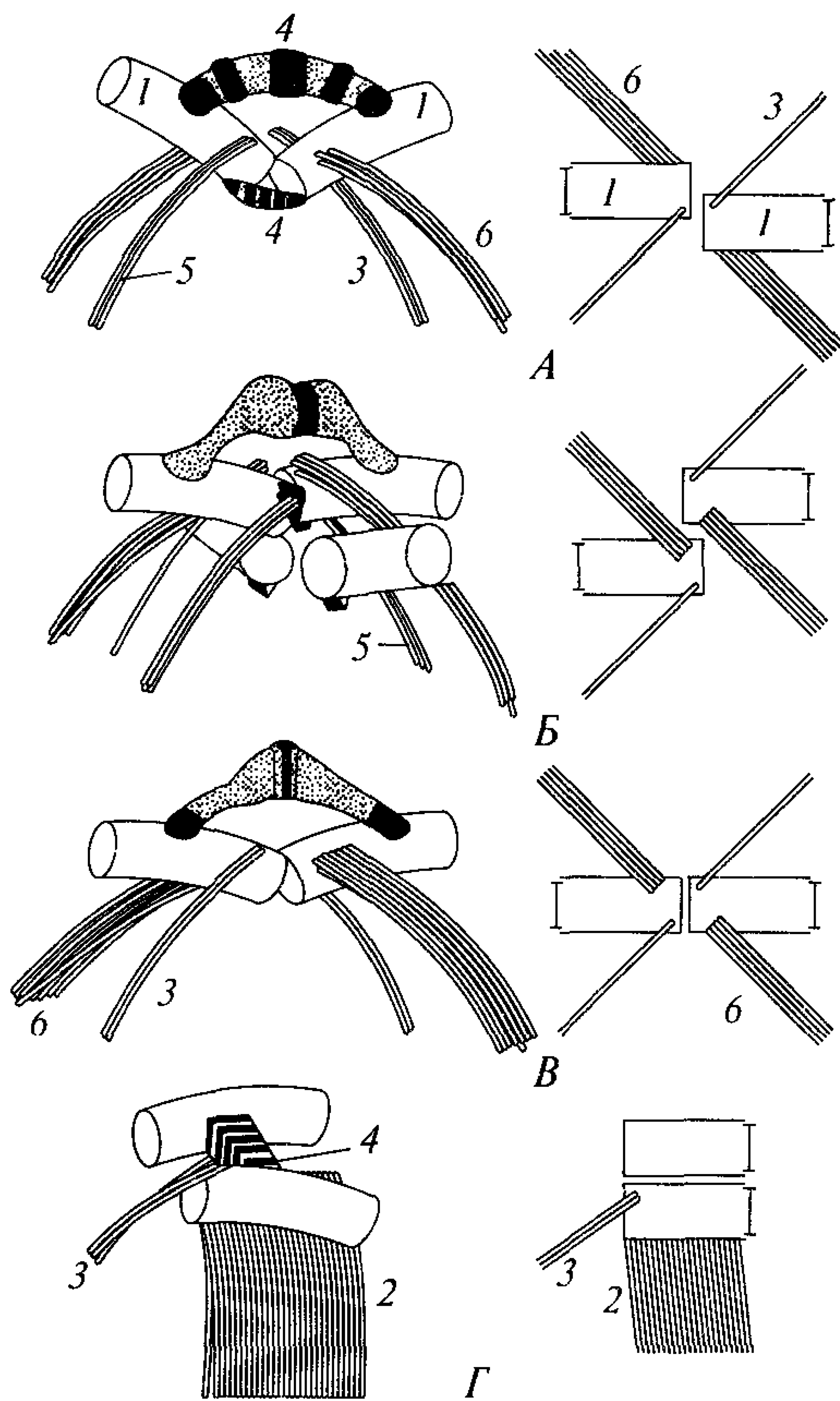


Рис. 335. Основные типы организации жгутикового аппарата у зеленых водорослей (I. Inouye, 1993):

Левая колонка — вид сбоку, правая колонка — с переднего конца клетки; *А* — хлорофициевые; *Б* — ульвофициевые и требуксиофициевые; *В* — хлорофициевые; *Г* — харофиты: *1* — базальное тело; *2* — многослойная структура; *3* — узкий корешок; *4* — фибриллярные связи между базальными телами; *5* — фибриллярный материал, связанный с узкими микротрубочковыми корешками; *6* — широкий корешок

против часовой стрелки (11—5 ч) и перекрываются (классы Trebuxiophycea и Ulvophyceae) (рис. 335, *Б*).

Для второй группы, куда относят Charophyta, характерны *асимметричное расположение* жгутиковых корешков и наличие *многослойной структуры* (рис. 335, *Г*), представляющей собой сложно организованную группу микротрубочек, расположенных около базальных тел. Очень близкая многослойная структура известна для жгутиковых спермиев высших растений. Она встречается также и в зооидах у трентеполиевых, у требуксиевой водоросли *Myrmecia israeliensis* и некоторых празинофициевых. Следует отметить, что многослойная структура спорадически появлялась в других группах водорослей, например у глаукоцистофитов, эвгленовой *Eutreptiella*, у некоторых динофитов. Не известно, являются ли все эти многослойные структуры гомологичными. Не ясна и функция этих структур, хотя полагают, что они могут играть роль центров организации микротрубочек.

Помимо микротрубочковых корешков у зеленых водорослей может присутствовать ризопласт, который тянется от базальных тел к ядру. Он способен сокращаться. Размер фибрилл в ризопласте близок к размеру актинмиозиновых фибрилл в мышечных клетках животных и, возможно, способ сокращения ризопласта близок к таковому у мышц.

Хлоропласты. По форме и размерам хлоропласты зеленых водорослей варьируют. У одноклеточных представителей они часто чашевидные с утолщенным основанием. У нитчатых представителей могут быть кольцевидными, сетчатыми, дисковидными, в виде спирально-закрученных лент и др. Хлоропласты содержат один или несколько пиреноидов.

По своему строению хлоропласты зеленых водорослей близки к таковым у высших растений. Из каротиноидов всегда присутствуют: β-каротин, лютеин (наиболее важен), зеаксантин, виолаксантин, антераксантин, неоксантин. У бриопсидовых лютеин может отсутствовать или присутствовать в небольшом количестве, и тогда наиболее важными становятся сифоноксантин, лорок-

сантин и сифонеин, у некоторых празинофициевых лютеин может заменяться празиноксантином. Сифоноксантин и лороксантин встречаются также у ряда видов кладофоровых, сифоноксантин у некоторых *Ulva*.

Клетки некоторых представителей зеленых водорослей (*Chlamydomonas nivales*, *Haematococcus pluvialis*, *Trentepohlia*) окрашены в красный или оранжевый цвета, что связано с накоплением вне хлоропласта каротиноидных пигментов и их производных (ранее этот комплекс упоминали как гематохром).

У некоторых сифоновых водорослей имеются бесцветные амилопласты, в которых откладывается крахмал. Подавляющее большинство зеленых водорослей содержат хотя бы один хлоропласт и способны к *автотрофному питанию*. Но вместе с тем среди них имеются бесцветные представители — облигатные гетеротрофы, такие как *Prototheca* и *Polytoma*. Ряд зеленых водорослей — миксотрофы и способны наряду с фотосинтезом использовать растворенные в воде органические соединения, такие, как сахара, аминокислоты и другие небольшие молекулы (осмотрофное поглощение), а также способны к фаготрофному поглощению пищевых частичек (ряд празинофициевых).

Глазок. Если глазок присутствует в клетках зеленых водорослей, то он всегда расположен в хлоропласте. Глазок состоит из одного или нескольких слоев липидных глобул и лежит обычно в строме хлоропласта около его внутренней мембраны. Он окрашен обычно в оранжевый цвет из-за наличия каротиноидов. Глазок работает как фильтр, проводя синий и зеленый свет к фоторецептору. Для *Chlamydomonas* было показано, что фоторецептор расположен в плазмалемме выше глазка и состоит из хромофора (окрашенной субстанции), связанного с белком. По химической природе этот хромофор — 11-*цис*-ретинол (возможно, родопсин, что редкость для водорослей, так как встречается в фоторецепторах животных). Отмечается, что в участке плазмалеммы, где располагается фоторецептор, увеличивается в несколько раз количество белковых частиц.

Зеленые водоросли обладают положительным (движение к источнику света) и отрицательным (движение от яркого источника света) *фототаксисом*. Помимо интенсивности освещения на фототаксис может влиять температура. Так, при одной и той же интенсивности освещения зооспоры *Haematococcus* обладали отрицательным фототаксисом при 4 °С и положительным при температуре 16 °С и выше. Сходные результаты были получены для зооспор *Ulothrix* и *Ulva*. Положительным фототаксисом обладает ряд десмидиевых водорослей, у которых движение клеток осуществляется за счет выделения слизи через поры в оболочке.

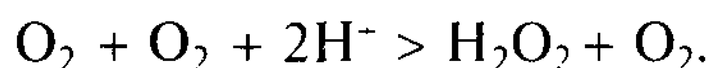
Запасные продукты. Основной запасной продукт зеленых водорослей — крахмал, который откладывается внутри хлоропласта, только у дазикладиевых резервные полисахариды встречаются и в цитоплазме. Наличие крахмала в хлоропластах зеленых водорослей можно определить с помощью раствора йод — калий йод, который окрашивает крахмал в темно-сине-черный цвет. Крахмал зеленых водорослей близок к таковому у высших растений и состоит из амилозы и амилопектина. У других эукариотных водорослей продукты фотосинтеза, крахмал и другие откладываются вне хлоропласта, в цитоплазме; у криптомонад крахмал откладывается в перипластидном пространстве. Помимо глюканов дазикладиевые и кладофоровые могут запасать фруктан. Зеленые водо-

росли могут накапливать липиды, которые откладываются в виде капель в строме хлоропласта и в цитоплазме.

Сократительные (пульсирующие) вакуоли. Только у пресноводных монадных и пальмеллоидных представителей имеются сократительные (пульсирующие) вакуоли. Поскольку концентрация солей в клетке выше, чем в водоеме, вода поступает в клетку, и ее излишки удаляются сократительными вакуолями. Обычно в клетке содержится две сократительные вакуоли, расположенные у основания жгутиков. Они сокращаются поочередно.

Ферменты. У харофитов превращение гликолата в глиоксалат происходит с участием кислорода и с помощью фермента *гликолатоксидазы*. Этот фермент и фермент каталаза локализованы внутри органелл — *пероксисом*. Они имеют крупные размеры, близкие к пероксисомам высших растений. У других зеленых водорослей гликолат разрушается другим ферментом — гликолатдегидрогеназой; пероксисомы у них мелкие.

В последнее время особое внимание уделяют супероксиддисмутазам (СОД) водорослей, т.е. ферментам, катализирующим реакцию:



$$O_2 + O_2 + 2H^- > H_2O_2 + O_2.$$

У водорослей встречаются СОД трех типов: MnСОД (в митохондриях), FeСОД (в хлоропластах) и Cu/ZnСОД (в цитозоле). Аминокислотная последовательность и третичная структура близки у первых двух СОД, и отличается у третьей. MnСОД и FeСОД встречаются во всех классах водорослей и у большинства высших растений. Фермент Cu/ZnСОД встречается только у харофитов и высших растений; у представителей других классов зеленых водорослей он отсутствует. Этот фермент локализован в цитозоле, и считают, что он помог растениям в успешном освоении наземных местообитаний, так как нейтрализует кислород, поступающий в клетку из атмосферы и способный образовывать в цитозоле повреждающие радикалы.

Митоз. У зеленых водорослей митоз может быть закрытым, т.е. ядерная мембрана во время митоза остается интактной (см. рис. 32, 33, т. 1). Необычную форму полузакрытого митоза имеют требуксиевые водоросли. Это так называемый *метацентрический митоз*. При нем центриоли во время метафазы расположены в области метафазной пластинки, а не на полюсах веретена (см. рис. 33, *Б*, т. 1). У харофитов митоз открытый, ядерная мембрана исчезает к началу митоза и появляется затем в телофазе, как у высших растений (см. рис. 33, *В*, т. 1)

Цитокинез. У ряда зеленых водорослей (ульвофициевые, примитивные харофиты и некоторые празинофициевые) цитокинез проходит путем образования борозды деления (см. рис. 34, *В*, т. 1). Водоросли, у которых хорошо развита клеточная стенка, формируют фикопласт. Такой способ деления клеток встречается у хлорофициевых водорослей (см. рис. 34, *Б*, т. 1). Фикопластные микротрубочки могут иногда взаимодействовать с развивающимся впячиванием, которое растет от периферии клетки к ее центру. У некоторых хлорофициевых водорослей фикопласт принимает участие в организации везикул, содержащих материал клеточной стенки, таким образом, что клеточная пластинка начинает развиваться от центра к периферии клетки. У таких водорослей в перегородке могут присутствовать каналы — плазмодесмы (например, у *Uronema*).

У харофитовых сохраняющееся веретено деления помогает держать дочерние ядра на расстоянии до завершения цитокинеза (такое веретено деления встречается и у некоторых Ulvophyceae). Харовые и колеохетовые формируют перегородку с помощью фрагмопласта (см. рис. 34, *Г*, т. 1). У ряда примитивных харофитов (*Spirogyra*, *Mougeotia*, *Zygnema*) примитивный фрагмопласт формируется в совокупности со впячиванием плазмалеммы. Микротрубочковая система, близкая к фрагмопласту харофициевых, вовлечена в цитокинез у трентеполиевых.

Клеточная стенка. В классах хлорофициевые и празинофициевые встречаются водоросли, у которых клетки голые и лишены клеточной стенки. У мезостигмовых и многих празинофициевых поверх плазмалеммы откладываются органические чешуйки. Они встречаются и у подвижных клеток ряда ульвовых и харовых водорослей. Присутствие органических чешуек на подвижных клетках — признак, по-видимому, примитивный. Более прогрессивным считается появление теки у празинофициевых и затем у хлорофициевых. Тека у хлорофициевых состоит из гликопротеинов, богатых гидроксипролином и связанных с различными олигосахаридами.

У сифональных водорослей целлюлоза либо отсутствует в клеточной стенке, тогда основным компонентом является ксилан (например, *Halimeda*), либо имеется как примесь к маннану или ксилану. Состав фибриллярной части клеточной стенки может меняться в зависимости от фазы развития. Например, в оболочке спорофита *Bryopsis* присутствует маннан, а в гаметофите — ксилан и целлюлоза. Химический состав оболочки может меняться и в разных частях таллома. Например, у *Codium* в старых частях в оболочке присутствует маннан, а в молодых, недифференцированных частях — глюкан.

У большинства зеленых водорослей основной компонент клеточной стенки — *целлюлоза*. Она синтезируется с помощью фермента *целлюлозосинтетазы*, которая встроена в плазмалемму клетки. От 6 до 10 молекул целлюлозосинтетазы группируются в субъединицы, которые затем объединяются в терминальные комплексы. У зеленых водорослей известны два типа терминальных комплексов — розеточные (у харофитов) и линейные (у хлорофициевых, ульвофициевых) (см. рис. 18, т. 1). Розеточные комплексы, как и у высших растений, состоят из 6—8 субъединиц. Среди харофитов такие комплексы обнаружены у *Spirogyra*, *Micrasterias*, *Nitella* и *Coleochaete*.

У некоторых коккоидных зеленых водорослей имеется дополнительный слой в оболочке, состоящий из спорополленинподобного вещества.

Размножение. Размножение зеленых водорослей бывает вегетативным, бесполым и половым. *Вегетативное* размножение у одноклеточных, лишенных оболочки, происходит делением клетки пополам (например, *Dunaliella*), у колониальных и многоклеточных — фрагментами таллома, у харовых — специальными ризоидальными и стеблевыми клубеньками. *Бесполое* размножение у зеленых водорослей представлено широко. При бесполом размножении формирующиеся зооспоры могут быть голыми или покрытыми жесткой клеточной стенкой. Покрытие из чешуек такое, как у многих празинофициевых подвижных репродуктивных клеток, многих ульвофициевых и харофитовых, — редко встречается у репродуктивных клеток хлорофициевых. Зооспоры после периода движения останавливаются, теряют свои жгутики, округляются (в случае голых зооспор) и развиваются в вегетативные особи. *Апланоспоры*

(*неподвижные споры*) — споры бесполого размножения, у которых отсутствуют жгутики, но имеются сократительные вакуоли. Апланоспоры рассматривают как клетки, у которых приостановлено дальнейшее развитие в зооспоры. У автоспор, которые представляют собой уменьшенные копии неподвижных вегетативных клеток, отсутствуют сократительные вакуоли. Образование автоспор коррелирует с завоеванием наземных условий, в которых вода не может всегда присутствовать в достаточном количестве.

Половой процесс представлен различными формами: хологамия, конъюгация, изогамия, гетерогамия, оогамия.

Типы жизненных циклов. У большинства зеленых водорослей жизненный цикл гаплобионтный с зиготической редукцией. У таких представителей диплоидной стадией является только зигота. Гаплодиплобионтный жизненный цикл со спорической редукцией встречается у ульвовых, кладофоровых и некоторых трентеполиевых. Для этих водорослей характерно чередование диплоидного спорофита и гаплоидного гаметофита. Гаплодиплобионтный жизненный цикл с соматической редукцией известен только у *Prasiola*. Наличие диплобионтного жизненного цикла у бриопсидовых и дазикладиевых в последние годы подвергают сомнению.

Экология и значение. Зеленые водоросли широко распространены по всему миру. Большинство из них можно встретить в пресных водоемах (представители харофитов и хлорофициевых), но немало солоноватоводных и морских форм (большинство представителей класса ульвофициевых). Они встречаются в водоемах различной трофности (от дистрофных до эвтрофных) и с различным содержанием органических веществ (от ксено- до полисапробных), водородных ионов (от щелочных до кислых), при различных температурах (термо-, мезо- и криофильные виды). Среди них есть планктонные, перифитонные и бентосные формы. В группе морских пикопланктонных представителей празинофициевая водоросль *Ostreococcus tauri* считается самой маленькой эукариотной свободноживущей клеткой. Есть зеленые водоросли, которые приспособились к жизни в почве и наземных местообитаниях. Их можно встретить на коре деревьев, скалах, различных постройках, на поверхности почв и в толще воздуха. Среди них в этих местообитаниях особенно распространены представители родов *Trentepohlia* и *Trebuxia*. Массовое развитие микроскопических зеленых водорослей вызывает «цветение» воды, почвы, снега, коры деревьев и т.д. Так, *Chlamydomonas nivalis* можно обнаружить высоко в горах на снегу, окрашенном в красный цвет. У этого вида хлорофилл маскируется каротиноидными пигментами.

Своеобразную экологическую группу представляют эндолитофильные водоросли, связанные с известковым субстратом. Во-первых, это — сверлящие водоросли. Например, водоросли из рода *Gomontia* сверлят раковины перловиц и беззубок, внедряются в известковый субстрат в пресных водоемах. Они делают известковый субстрат рыхлым, легко поддающимся различным воздействиям химических и физических факторов. Во-вторых, ряд водорослей в пресных и морских водоемах способны переводить растворенные в воде соли кальция в нерастворимые и отлагающие их на своих талломах. Ряд тропических зеленых водорослей, в частности *Halimeda*, откладывает в талломе карбонат кальция. Они принимают активное участие в постройке рифов. Гигантские залежи останков *Halimeda*, иногда достигающие 50 м в высоту, встречаются в

континентальных шельфовых водах, связанных с Большим Барьерным Рифом в Австралии и других регионах, на глубине от 12 до 100 м.

Зеленые водоросли (класс требуксиофициевые), вступая в симбиотические отношения с грибами, входят в состав лишайников. Около 85 % лишайников содержат одноклеточные и нитчатые зеленые водоросли в качестве фотобионта, 10 % лишайников содержат цианобактериальных партнеров и 4 % (и более) содержат цианобактерии и зеленые водоросли. В качестве эндосимбионтов они существуют в клетках простейших, гидр, губок и некоторых плоских червях. Даже хлоропласты отдельных сифоновых водорослей, например *Codium*, становятся симбионтами для голожаберных моллюсков. Эти животные питаются водорослями, хлоропласты которых остаются жизнеспособными в клетках дыхательной полости, причем на свету они очень эффективно фотосинтезируют. Ряд зеленых водорослей развивается на шерсти млекопитающих.

Существуют паразитические представители зеленых водорослей, большинство из которых в качестве хозяина имеют высшие растения. Так, *Phyllosiphon* вызывает пожелтение листьев растения-хозяина. *Cephaleuros* — облигатный эндофит листьев сотен видов растений, включая кофе, чай и другие. Он вызывает заболевания, известные как «ржавчина». Виды *Prototheca* могут вызывать заражения человека, крупного рогатого скота и некоторых других животных. У людей они являются причиной кожных заболеваний и изредка — бурситов и перитонитов, у крупного рогатого скота могут быть причиной маститов.

Ряд зеленых водорослей имеют хозяйственное значение. Их используют как индикаторные организмы в системе мониторинга водных экосистем. Например, Агентство по защите окружающей среды США рекомендует использовать в тестах для пресных вод такие индикаторные организмы, как *Selenastrum capricornutum* и *Scenedesmus subspicatus*. Зеленые водоросли находят применение для очистки и доочистки загрязненных вод, а также как корм в рыбохозяйственных водоемах. Некоторые виды используются населением ряда стран в пищу. Для этих целей, например, в Японии специально культивируют *Ulva* и *Enteromorpha*. Отдельные виды зеленых водорослей используют в качестве продуцентов физиологически активных веществ. Нельзя забывать и о том, что зеленые водоросли — хороший модельный объект для разнообразных биологических исследований. Так, виды рода *Haematococcus* культивируют в промышленных масштабах для получения каротиноида астаксантина, *Botryococcus* — для получения липидов. В то же время с «цветением» воды одного из озер на Тайване, вызванного *Botryococcus*, связывают гибель рыб.

Виды родов *Chlorella* и *Chlamydomonas* — модельные объекты для изучения фотосинтеза в растительных клетках. Гигантские многоядерные талломы *Acetabularia*, многоклеточные талломы *Chara* и одноклеточных представителей *Dunaliella* и *Chlamydomonada* в генной инженерии используют как объекты для трансформации.

Филогения. Наличие хлоропластов, у которых оболочка состоит из двух мембран, собранных в стопки тилакоидов, хлорофиллов *a* и *b*, каротиноидов (лютеин, β-каротин) и крахмала, который откладывается в хлоропласте, — главные синапоморфные признаки, отличающие зеленые водоросли и сестринскую им группу стрептофитов от других линий эукариот. Монофилетичное происхождение всех зеленых растений поддерживает филогенетический

анализ, основанный на сравнении последовательностей 18S рДНК у различных линий эукариот (рис. 336). Этот анализ показал разделение всех зеленых растений на две важнейшие группы — отдел Chlorophyta s. str. Sluiman 1985 и Streptophyta Bremer 1985. Внутри монофилетической группы Chlorophyta s. str. имеются четыре независимые эволюционные линии — классы Chlorophyceae, Trebouxiophyceae, Ulvophyceae и Prasinophyceae. Последний класс представляет собой полифилетичную группу, которая отделилась при основании Chlorophyta. Внутри группы Streptophyta выделяют две линии — высшие растения и харофиты. Обращает на себя внимание положение *Mesostigma viride*, которую ранее относили к празинофициевым водорослям. На сегодняшний день существуют две точки зрения на ее положение: 1) она выделилась на раннем этапе в ветви стрептофит; 2) место ее отхождения связано с разделением всех зеленых растений на две основные группы.

До сих пор отсутствует единая устоявшаяся ***система зеленых водорослей***, особенно в отношении группировки порядков в различные предлагаемые классы. Очень долго типу дифференциации таллома придавали основное значение при

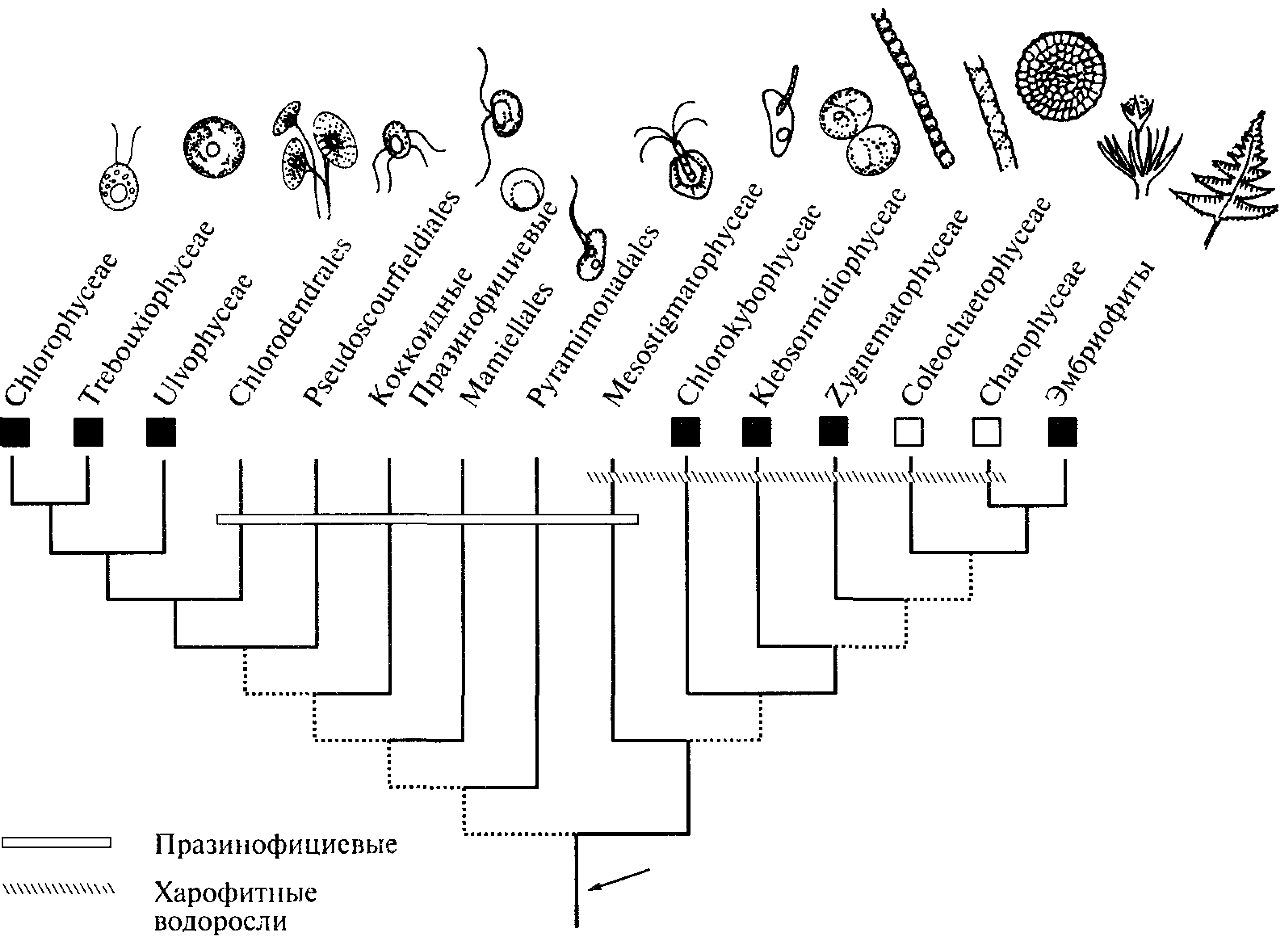


Рис. 336. Филогенетические связи среди основных линий зеленых водорослей, полученные с помощью анализа нуклеотидных последовательностей ДНК (L. A. Lewis, R. M. McCourt, 2004).

Ветви дерева, изображенные пунктирными линиями, показывают связи, которые слабо подтверждены молекулярными данными; пунктирные линии внутри «харофитных водорослей» — плохо разрешимые области; стрелка в основании дерева — возможное положение *Mesostigma*; ■ — линии, содержащие наземные таксоны; □ — полупогруженные таксоны; отсутствие квадратов на концах ветвей указывает на то, что все представители данной группы обитают в воде

выделении порядков у зеленых водорослей. Однако в последнее время в связи с накоплением данных об ультраструктурных особенностях жгутиковых клеток, типе митоза и цитокинеза и др. стала очевидным гетерогенность многих таких порядков.

Долгое время существовало деление отдела зеленые водоросли на три класса: Euchlorophyceae, Conjugatophyceae, Charophyceae. В последние годы количество классов в едином отделе Chlorophyta s.l. возрастает в некоторых классификациях до 11 (C. Hoek van den et al., 1995). Часто используется и другая система зеленых водорослей, состоящая из пяти классов (L. Graham, Wilcox, 2000). Отдел Charophyta в этой системе оценивают рангом класса, а его классы понижают до уровня порядков.

В данном учебнике использована система L. A. Lewis, R. M. McCourt, 2004, и зеленые водоросли отнесены к двум отделам Chlorophyta (в узком смысле), включающим классы Prasinophyceae, Ulvophyceae, Trebouxiophyceae, Chlorophyceae, и Charophyta в широком смысле (Mesostigmatophyceae, Chlorokybophyceae, Klebsormidiophyceae, Coleochaetophyceae, Zygnematophyceae, Charophyceae). Эти два отдела отличаются по строению жгутиковых стадий, типам митоза и цитокинеза, ряду биохимических особенностей.

Отдел зеленые водоросли — Chlorophyta (s. str.)

Отдел включает водоросли, у которых: симметричное расположение микротрубочковых корней; митоз закрытый, полузакрытый, метацентрический; цитокинез идет за счет формирования борозды деления и клеточной пластинки с фикопластом; гликолат разрушается ферментом гликолатдегидрогеназой. Отдел включает морские, пресноводные и наземные организмы.

Класс празинофициевые (микромонадофициевые) водоросли — Prasinophyceae (Micromonadophyceae)

Название класса происходит от греч. *prasinos* — зеленый.

Общая характеристика

1. Большинство представителей — монадные одноклеточные организмы с апикально или латерально расположенными жгутиками, значительно реже — коккоидные и пальмеллоидные.

2. Корешковая система жгутиков крестообразная или асимметричная с многослойной структурой. У большинства представителей имеется исчерченный ризопласт (см. рис. 337, *А*). Жгутики могут быть покрыты органическими чешуйками и нетрубчатыми волосками.

3. Если присутствует глазок, то он расположен в хлоропласте (см. рис. 337, *А*).

4. Сократительные вакуоли имеются только у пресноводных представителей.

5. Клетки у большинства представителей покрыты органическими чешуйками (см. рис. 337, *А*). Чешуйки могут сливаться, образуя теку.

6. У некоторых представителей имеются экструсомы.

7. Митоз открытый или закрытый.

8. Цитокинез идет за счет образования борозды деления или с помощью фикопласта.

9. Размножение вегетативное, бесполое. Половое размножение известно только для одного вида.

10. Жизненный цикл гаплобионтный, с зиготической редукцией.

11. Фототрофы, некоторые миксотрофы (известны и фаготрофы, и осмотрофы).

12. Большинство — морские представители, но имеются и пресноводные.

Жгутиковый аппарат. Жгутиков может быть 2, 4, 16. У большинства они одинаковой длины, но у *Mantoniella*, *Nephroselmis* клетки гетероконтные. Для празинофициевых в отличие от других групп водорослей характерно значительное разнообразие в строении переходной зоны жгутиков. Она может содержать: звездчатую структуру (как у большинства зеленых водорослей), переходную пластинку и переходную спираль (как у охрофитов). Причем, если пластинка и спираль могут отсутствовать или быть сильно модифицированными, то звездчатая структура типичная. В переходной зоне некоторых празинофициевых обнаружен сократительный белок центрин. Обычно жгутики у празинофициевых покрыты чешуйками. Например, жгутики у *Tetraselmis* покрыты четырьмя слоями морфологически различных чешуек. Помимо чешуек на жгутиках могут располагаться четырехчастные волоски.

Базальные тела, как правило, параллельны и соединены фибриллами, которые содержат белок центрин. Существует высокая вариабельность в числе корешков и составляющих их микротрубочек. Имеется ризопласт, связывающий жгутиковый аппарат с поверхностью ядра (рис. 337, *А*). Похожий ризопласт встречается у других групп водорослей, включая и хлорофициевые, но только у празинофициевых и ульвофициевых ризопласт простирается за ядро и может достигать хлоропласта (*Pyramimonas*) или плазмалеммы (*Tetraselmis*), а также может быть связан с празинофициевыми микротельцами, содержащими каталазу (*Pyramimonas*) (см. рис. 337, *А*). У некоторых празинофициевых (*Prasinopapilla*, *Pterosperma*, *Halosphaera*) присутствует многослойная структура, близкая к таковой у харовых водорослей и жгутиковых стадий высших растений.

Хлоропласты. Все известные празинофициевые имеют хлоропласты. Хлоропласт, как правило, один на клетку, хотя может состоять из нескольких долей, и обычно с пиреноидом (см. рис. 337, *А*). При изучении пигментного состава у 30 штаммов празинофициевых водорослей из различных порядков было установлено, что помимо хлорофиллов *а* и *b* у них присутствует еще более 20 пигментов. Среди пигментов встречались хлорофилл c_3-подобный, празиноксантин, уриолид, микромонал, виолаксантин и его производное, сифоноксантин и его производные, неоксантин, антераксантин, зеаксантин, лютеин и его производное, производное лороксантина, α-, β-каротины, γ-каротиноподобный и ряд еще неидентифицированных пигментов.

Покровы. У большинства празинофициевых поверх мембраны лежат несколькими слоями чешуйки (от одного до пяти) (см. рис. 337, *А*), различные по форме. Например, клетки *Pyramimonas* покрыты тремя слоями чешуек: внутренний слой состоит из небольших квадратных, средний слой — из корзино-

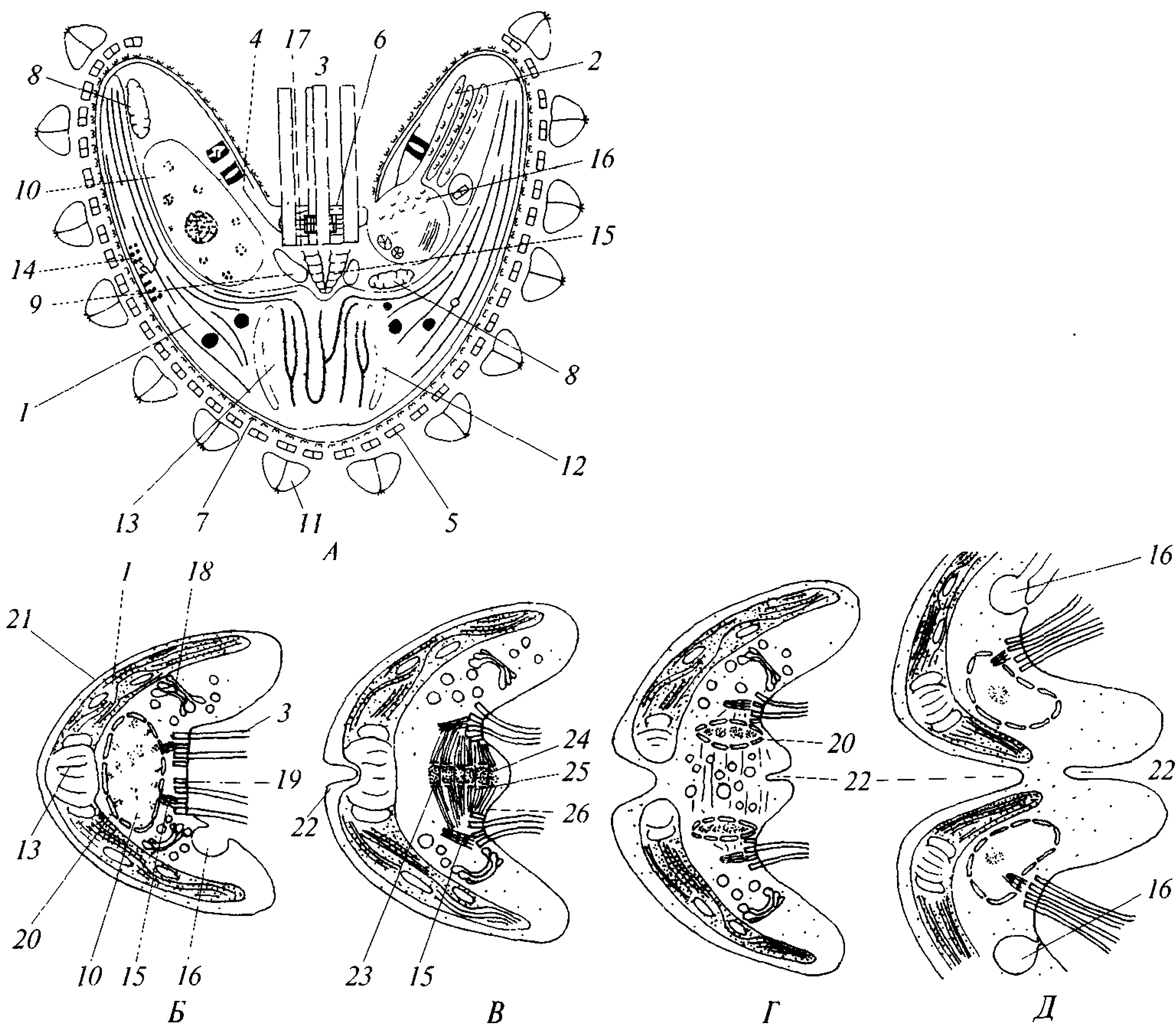


Рис. 337. *Pyramimonas* (C. Hoek van den et al., 1995):

А — схема продольного разреза *P. lunata*: *Б—Д* — открытый митоз с постоянным телофазным веретеном, цитокинез идет за счет борозды деления: *1* — хлоропласт; *2* — цилиндрические везикулы; *3* — жгутики; *4* — микротрубочковые корешки жгутиков; *5* — чешуйки промежуточного слоя; *6* — боковая фибриллярная связь; *7* — чешуйки нижнего слоя; *8* — митохондрия; *9* — микротельца; *10* — ядро; *11* — чешуйки наружного слоя; *12* — крахмальная обкладка пиреноида; *13* — пиреноид; *14* — стигма; *15* — ризопласт; *16* — резервуар чешуек; *17* — синистом; *18* — аппарат Гольджи; *19* — базальное тело; *20* — ядерная оболочка; *21* — плазмалемма; *22* — борозда деления (впячивание плазмалеммы); *23* — кинетохор; *24* — хромосома; *25* — межполюсные микротрубочки; *26* — хромосомные микротрубочки

образных, внешний слой — из крупных коронообразных чешуек. Все чешуйки образуются в аппарате Гольджи и выходят на поверхность клетки в области жгутиков. Некоторые чешуйки состоят преимущественно из кислых полисахаридов (пектиновых веществ) вместе с небольшим количеством белка. Клетки *Tetraselmis* и *Scherffelia* покрыты двуслойной или трехслойной цельной текой, прерывающейся только в месте выхода жгутиков. Она образуется за счет слияния отдельных чешуек. Ряд празинофициевых формируют толстостенные покоящиеся стадии (фикомы), в состав стенок которых входят спорополленинподобные вещества. (см. рис. 339). В цистах содержится большое количество липидов, которые увеличивают их плавучесть.

Клеточные структуры. Обычно присутствует единственная сильно разветвленная *митохондрия* с пластинчатыми кристами. Крупный *аппарат Гольджи* лежит между базальными телами жгутиков и ядром. Под плазмалеммой на переднем конце клетки расположены *трихоцисты* (*экструсомы*). Они представляют собой везикулы диаметром около 1 мкм. Внутри везикул свернута лента, которая разворачивается при освобождении из трихоцисты. Трихоцисты празинофициевых близки к таковым у криптофитов.

Ядро в клетке одно. Представители вида *Ostreococcus tauri*, обитающего в морском пикопланктоне, имеют самый маленький геном из свободноживущих эукариотных клеток, его общий размер — 9,7 Мб.

Митоз и цитокинез. У голых представителей эти процессы происходят во время плавания клеток. Базальные тела удваиваются в ранней профазе, формируются жгутики, затем рвутся связи между базальными телами, обеспечивая возможность реорганизации жгутикового аппарата. Затем делится ризопласт. У некоторых празинофициевых, таких, как *Mantoniella*, митоз закрытый или полузакрытый (как у ульвовых, хлорофициевых и требуксиевых), а у других, например у *Pyramimonas*, митоз открытый (как у харовых). Цитокинез происходит за счет впячивания плазмалеммы (рис. 337, *Б—Д*). Межполюсные микротрубочки могут удлиняться и сохраняться до тех пор, пока не будут разрушены впячивающейся цитоплазматической мембраной.

У празинофициевых водорослей, имеющих теку, деление клеток отличается. Оно происходит внутри родительской теки. Перед делением исчезают жгутики. Веретено метацентрическое, как у требуксиевых водорослей. Веретено быстро коллапсирует, позволяя дочерним ядрам сближаться. Между ними формируется параллельная система микротрубочек (фикопласт). Дочерние клетки затем образуют новую теку и жгутики.

Питание. Некоторые празинофициевые — миксотрофы, причем они способны или осмотрофно поглощать органические соединения, растворимые в воде, или фаготрофно — целые пищевые частички. Последний способ поглощения известен для представителей родов *Cymbomonas* и *Halosphaera*.

Половое размножение. Этот процесс был изучен в культуре у *Nephroselmis olivacea* (рис. 338). Для него показана хологамия. Через час после слияния клеток наблюдается кариогамия. Зигота превращается в покоящуюся стадию. При прорастании зиготы происходит мейоз. В результате первого мейотического деления из зиготы выходят только две жгутиковые дочерние клетки, которые затем делятся.

Экология. Большинство празинофициевых встречаются в морских водах. Среди них есть представители пикопланктона, например *Bathycoccus* (диаметр клеток от 0,5 до нескольких мкм) и *Ostreococcus*. Другие планктонные представители, наоборот, формируют крупные цистоподобные стадии — фикомы, достигающие 100—800 мкм в диаметре (см. рис. 339, *А*). Известны празинофициевые, вступающие в различные взаимоотношения с другими организмами. Среди них *Tetraselmis convoluta*, обитающий в плоских червях *Convoluta roscoffensis* (см. рис. 340, *Г*). Некоторые празинофициевые встречаются в ризоподиях радиолярий, внутри крупной вакуоли — у динофлагеллаты *Noctiluca*.

Филогения. В настоящее время показана полифилетичность празинофициевых водорослей, что подтверждается ультраструктурными особенностями и филогенетическим анализом с использованием последовательностей нескольких

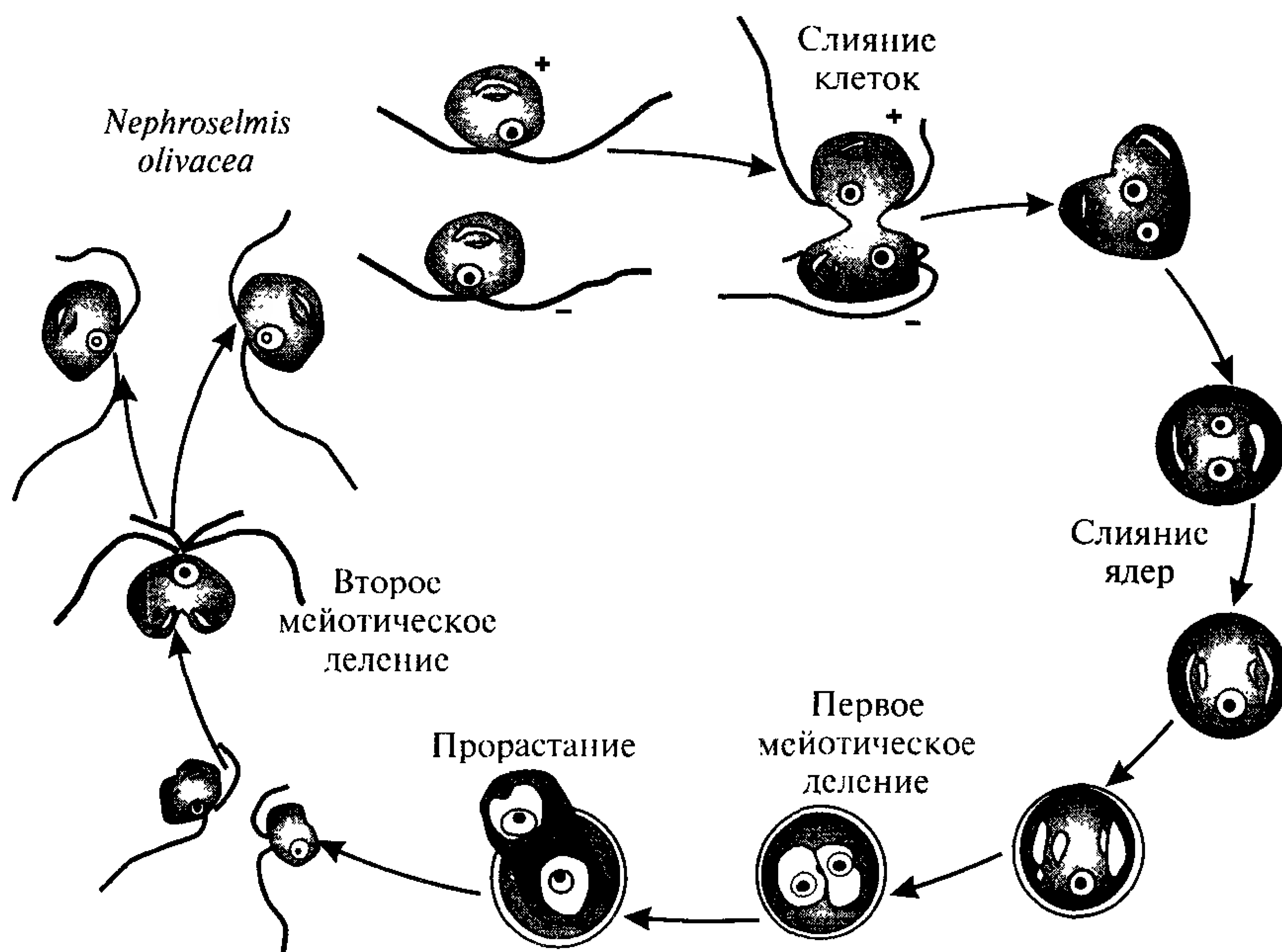


Рис. 338. Жизненный цикл *Nephroselmis olivacea* (R. E. Lee, 1999)

генов (см. рис. 336). Одножгутиковых представителей *Pedinomonas*, *Marsupiomonas* и *Resultor* в последнее время предложено вынести в новый класс зеленых водорослей — Pedinophyceae (пединофициевые) или Loxophyceae. Неоднозначно понимается и положение родов *Tetraselmis* и *Scherffelia*, которые в ряде систем относят к требуксиевым. Изучение SSU rDNA у нескольких представителей показало, что празинофициевые дивергировали от других зеленых водорослей относительно рано.

Разнообразие. Празинофициевые — небольшая группа, включающая более 20 родов и 200 видов жгутиконосцев. В настоящем учебнике использована система этого класса с 5 порядками: Mamiellales*, Pseudoscourfieldiales*, Pyramimonadales, Chlorodendrales и Prasinococcales* (порядки, отмеченные звездочкой, здесь не рассматриваются). В основу выделения порядков положены строение клетки, форма чешуек, особенности митоза и цитокинеза.

Порядок пирамимонадовые — Pyramimonadales

Клетки несут четыре (редко больше) жгутиков, три слоя чешуек. Митоз открытый, с веретеном, сохраняющимся в телофазе, цитокинез идет за счет образования борозды деления.

Род пирамимонас — Pyramimonas (см. рис. 337) представлен одноклеточными флагеллатами. От переднего конца клетки отходит 4—16 жгутиков, которые могут быть в пять раз длиннее клетки. Хлоропласт обычно один на клетку с одним пиреноидом и одним или больше глазками. Клетка и жгутики покрыты несколькими слоями чешуек. Представители рода широко распространены в пресных, солоноватых и морских водах. Встречаются как в планктоне, так и

в бентосе. Могут формировать «цветение» воды в заливах вокруг Японии. Род требует ревизии и пересмотра.

Род птероспермa — Pterosperma (рис. 339) формирует покоящиеся стадии, которые называются фикомами. Внутри фикомы имеется ядро, несколько хлоропластов, каждый с пиреноидом. Стенка состоит из двух слоев, внутреннего тонкого и наружного толстого, который устойчив к бактериальному разрушению. Бесполое размножение осуществляется зооспорами, которые формируются внутри фикомы. Зооиды имеют по четыре латеральных жгутика, их тело и жгутики покрыты чешуйками. Через несколько недель они могут превращаться в фикомы. Широко распространены в Мировом океане. Есть ископаемые формы, датируемые докембрием.

Порядок хлородендровые — Chlorodendrales

Клетки сжатые, с четырьмя жгутиками, покрыты текой, митоз закрытый метацентрический, цитокинез идет за счет образования борозды деления.

Род тетраселмис — Tetraselmis (рис. 340) может встречаться в виде подвижных четырехжгутиковых клеток или в виде неподвижных клеток, прикрепленных слизистыми ножками. Поверхность клеток покрыта текой. При делении клеток новая тека формируется вокруг каждой дочерней клетки внутри теки материнской. На переднем конце клетки через отверстие в теке выходят жгутики, которые покрыты волосками и чешуйками. Хлоропласт один, с базальным пиреноидом. Клетки обычно зеленого цвета, но иногда приобретают красную окраску, что связано с накоплением каротиноидов.

Морские представители. Могут обитать в морских плоских червях из рода *Convoluta*. Эти черви живут в песке и окрашены в зеленоватый цвет, который

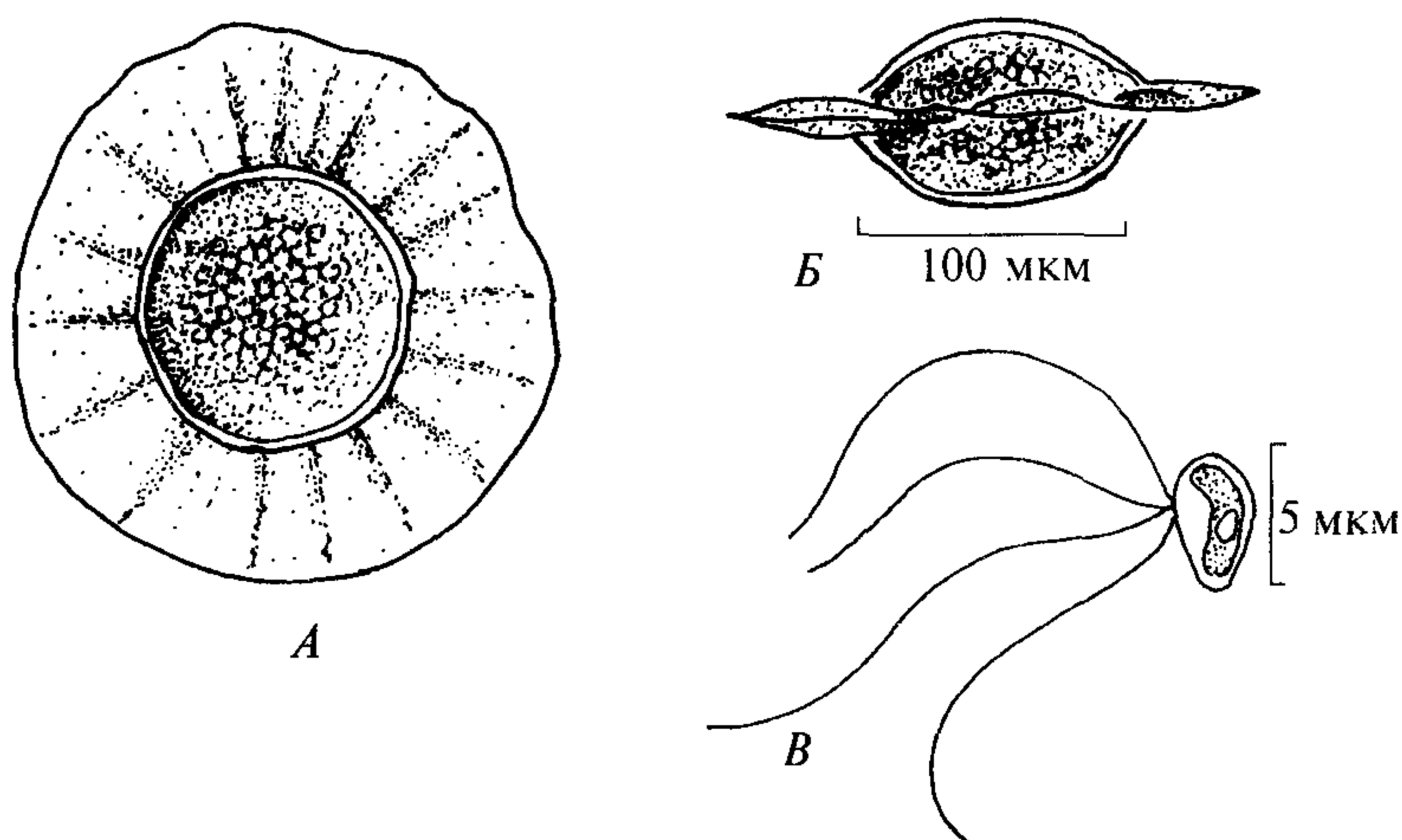


Рис. 339. *Pterosperma* (C. Hoek van den et al., 1995):
А, Б — фикома (вид сверху и вид сбоку); *В* — жгутиковая стадия

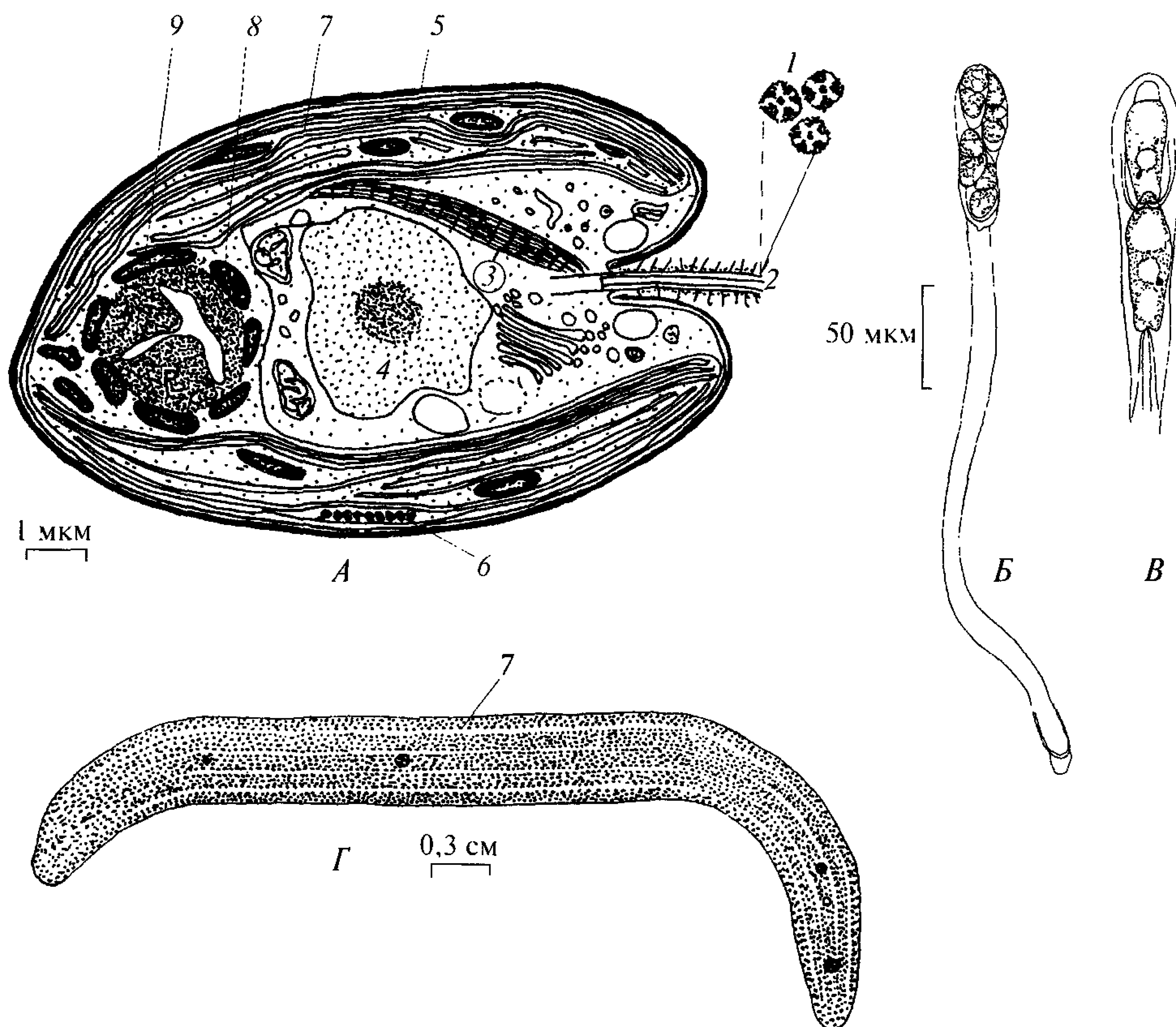


Рис. 340. *Tetraselmis* (R. E. Lee, 1999):

А — схема строения клетки; *Б, В* — подрод *Prasinocladia* (*Б* — вегетативная клетка на ножке, *В* — зооспоры); *Г* — плоский червь *Convoluta* с симбиотическими зелеными водорослями: *1* — жгутиковые чешуйки; *2* — жгутик; *3* — ризопласт (показан только один из двух); *4* — ядро; *5* — тека; *6* — стигма; *7* — хлоропласт; *8* — крахмал; *9* — пиреноид

обусловлен наличием в них клеток *Tetraselmis*. Водоросль располагается в межклеточном пространстве червя. Внутри червя она теряет жгутики, теку, глазок. Если яйца червя не инфицируются клетками водоросли, то они хуже развиваются и вскоре погибают. Молодой червь может питаться небольшими животными, но с возрастом его пищеварительные органы дегенерируют и он питается за счет продуктов фотосинтеза водоросли. Кроме того, червь начинает убивать клетки *Tetraselmis* и питаться их содержимым. В конце концов он погибает от голода, но успевает отложить большое количество яиц.

Класс ульвофициевые водоросли — Ulvophyceae

Название класса происходит от типового рóда — *Ulva* (ульва — латинское название для болотного растения; возможно, происходит от кельтского «уль» — вода).

Общая характеристика

1. Коккоидный, сарциноидный, нитчатый, разнонитчатый, псевдопаренхиматозный, паренхиматозный, сифональный, сифонокладальный типы дифференциации таллома.

2. Монадные стадии с апикальными жгутиками; крестообразная корешковая система, может быть с исчерченным ризопластом; ориентация базальных тел против часовой стрелки (на 11—5 часов) (см. рис. 335, *Б*); на жгутиках могут присутствовать чешуйки.

3. Митоз закрытый, центрический, телофазное веретено остается.

4. У большинства представителей цитокинез происходит путем впячивания цитоплазматической мембраны (у трентеполиевых с помощью фрагмопласта).

5. Используют гликолатдегидрогеназу.

6. У некоторых морских представителей в клеточных стенках откладывается карбонат кальция.

7. Жизненные циклы: гаплобионтный с зиготической редукцией, диплобионтный с гаметической редукцией, гаплодиплобионтный со спорической редукцией.

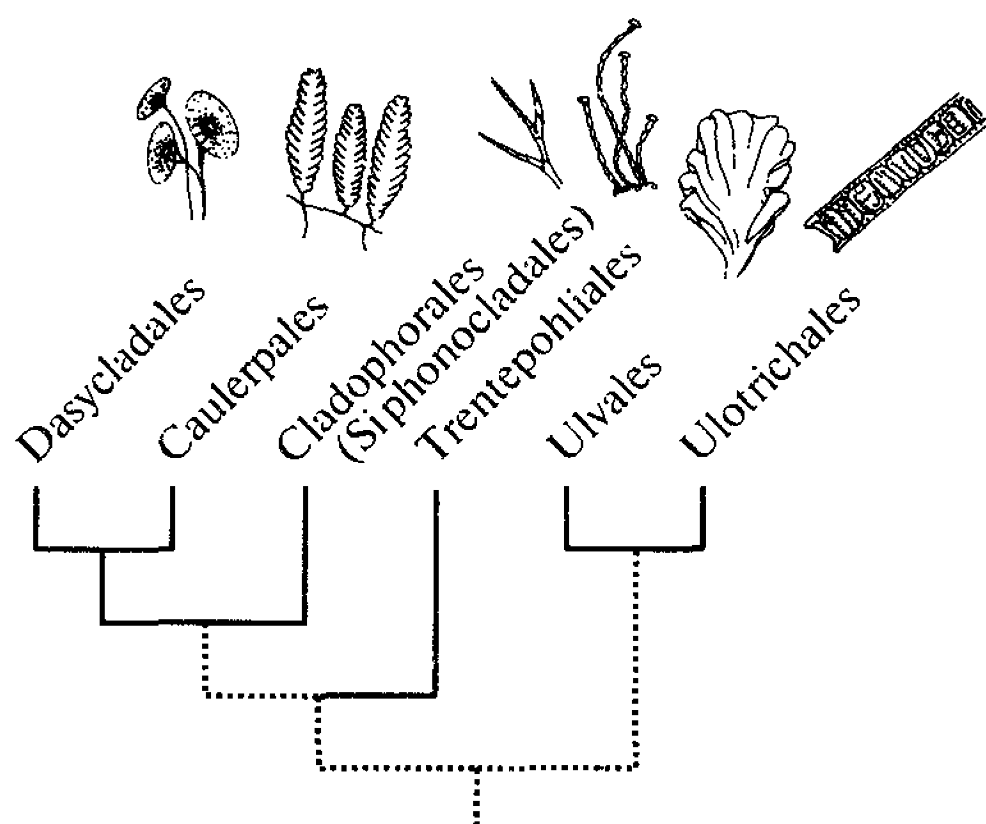
8. Преимущественно морские, реже пресноводные и наземные представители. Некоторые входят в состав лишайников.

Наиболее древние ископаемые находки ульвофициевых датируются возрастом 700—800 млн лет в докембрийских отложениях. Это организмы, напоминающие современных *Cladophora*. Находки, напоминающие дазикладиевые водоросли, датируются возрастом 600 млн лет. Полагают, что интенсивные карбонатные отложения в европейских Альпах и ряде других регионов формировались дазикладиевыми водорослями.

Считается, что ульвофициевые происходят от одноклеточных четырехжгутиковых празинофициевых предков, но связи с современными празинофициевыми пока не достаточно ясные. В качестве подтверждений гипотезы о раннем отхождении ульвовых от группы Ulvophyceae — Trebouxiophyceae — Chlorophyceae можно рассматривать следующие факты: жгутиковые репродуктивные клетки некоторых ульвофициевых покрыты слоем чешуек, близких к таковым у празинофициевых (у требуксиевых и у большинства хлорофициевых такие чешуйки отсутствуют); наличие у многих ульвовых добавочных ксантофилов сифонеина и сифоноксантина (отсутствуют у требуксиевых и хлорофициевых); ульвофициевые и празинофициевые — преимущественно морские представители (требуксиевые и хлорофициевые почти исключительно пресноводные и наземные представители). Молекулярные доказательства также поддерживают гипотезу о раннем отделении ульвофициевых от ветви зеленых водорослей (см. рис. 336).

Несмотря на данные сравнительного анализа ультраструктуры репродуктивных клеток, особенностей митоза и цитокинеза, монофилия класса ульвофициевых подвергается сомнению. Внутри класса монофилетичную группу формируют порядки с сифональным и сифонокладальным талломами и трентеполиевые (рис. 341). В этой группе сестринскими линиями являются порядки Caulerpales и Dasycladales, а для этой ветви сестринским таксоном является Cladophorales. Порядок Trentepohliales находится в основании к ветви сифональные — сифонокладальные водоросли. Вторая ветвь, которая проявляется при анализе нуклеотидных последовательностей ряда генов, — Ulvales и Ulothrichales.

Рис. 341. Филогенетические связи основных линий внутри Ulvophyceae, основанные на данных последовательностей нуклеотидов ДНК и предварительных анализов последовательностей 18S рДНК (L.A.Lewis, R.M.McCourt, 2004)



Класс насчитывает около 100 родов и более 1 000 видов. Для выделения порядков используют морфологические и ультраструктурные особенности, а также тип жизненного цикла. В некоторых системах предлагают выделять до 11 порядков в этом классе. Ряд авторов поднимают некоторые порядки до уровня класса. В данном учебнике рассмотрены наиболее крупные порядки класса ульвофициевые и не описаны порядки Oltmannsiellopsidales, Chlorocystidales, Acrosiphonales.

Порядок улотриксовые (кодиоловые) — Ulotrichales (Codiolales)

Представители порядка разнообразны: одноклеточные (*Codiolum*), ветвящиеся (*Spongomorpha*), неветвящиеся нити (*Ulothrix*), однослойные пластинки (*Monostroma*). В жизненном цикле имеется стадия *кодиолум*, при прорастании которой происходит мейоз с образованием гаплоидных зооспор. Гаметы формируются в вегетативных клетках.

Род улотрикс — Ulothrix (рис. 342) имеет вид неветвящихся нитей, прикрепленных к субстрату специальной базальной клеткой. Все клетки, исключая базальную, способны к делению и образованию зооспор и гамет. Большая часть клетки занята вакуолью с клеточным соком, в цитоплазме расположены ядро и хлоропласт в виде незамкнутого или замкнутого пояска, пластины. При бесполом размножении в клетках формируются от 1 до 32 четырехжгутиковых зооспор, которые выходят в воду через пору в родительской клеточной стенке. Зооспоры покрыты слоем мелких чешуек, близких к чешуйкам празинофициевых. Различают микро- и макрозооспоры, отличающиеся размерами, положением глазка и временем плавания. Зооспоры, которые не выходят в воду, секретируют клеточную стенку и превращаются в толстостенные апланоспоры. При половом размножении формируются двужгутиковые изогаметы. Выйдя из материнской клетки, гаметы из разных нитей сливаются в воде, образуя четырехжгутиковую зиготу. После периода плавания зигота оседает на субстрат и одевается оболочкой, превращаясь в дубинкообразную клетку, похожую на одноклеточную водоросль *Codiolum*. После периода покоя зигота прорастает 4—16 гаплоидными зооспорами или апланоспорами, которые после выхода в воду прикрепляются к субстрату и прорастают в новые нити.

Обитает в морских и пресных водах, образуя на подводных предметах тину зеленого цвета.

Род монострома — Monostroma (рис. 343) имеет мешковидное слоевище длиной от нескольких сантиметров до 1 м. Слоевище прикрепляется диско-



Рис. 342. Жизненный цикл *Ulothrix* (R. E. Lee, 1999, с дополнениями и изменениями)

видной подошвой, позднее разрывается на плоские пластины или сегменты, может отрываться. Таллом состоит из одного ряда клеток. Клетки имеют один пластинчатый хлоропласт с пиреноидом. Половой процесс гетерогамный. Гаметы покрыты чешуйками, как у празинофициевых, зигота представлена кодиолум-стадией.

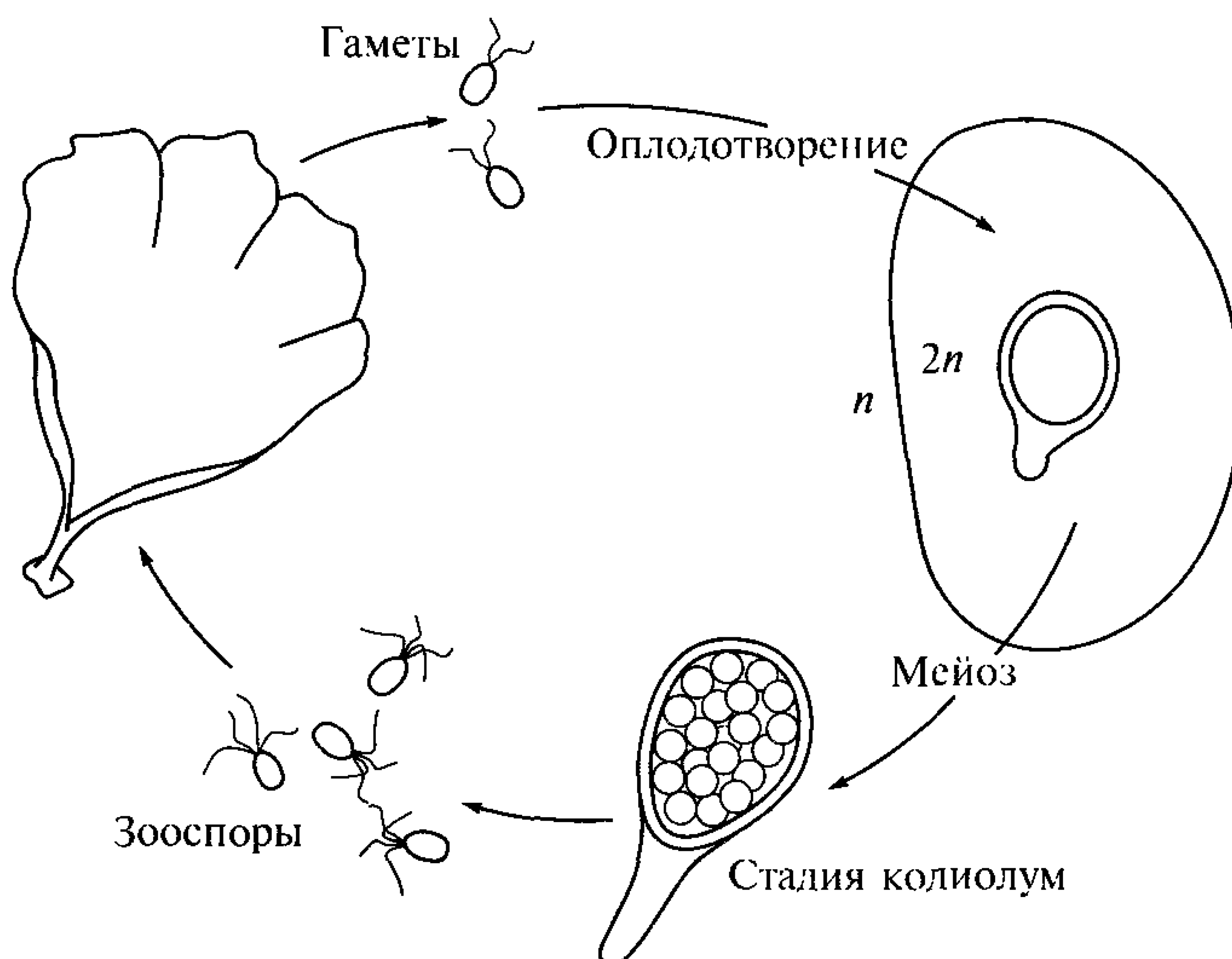


Рис. 343. Жизненный цикл *Monostroma* (L. E. Graham, L. W. Wilcox, 2000)

Monostroma встречается преимущественно в литорали и сублиторали морей, на камнях, реже как эпифит, может выносить опреснение. В морях России встречается 2 вида.

Порядок ульвовые — Ulvales

Морские макрофиты с талломами, состоящими из одного или двух слоев одноядерных клеток. Каждая клетка имеет один крупный париетальный хлоропласт. Жизненный цикл гаплодиплобионтный с изоморфной сменой форм развития. На гаметофите образуются двужгутиковые изо- или гетерогаметы, спорофиты продуцируют четырехжгутиковые зооспоры. Нет специальных зооспорангиев и гаметангиев. Зооспоры и гаметы голые. Гаметы без оплодотворения способны прорастать в гаплоидные особи. Известны случаи полиплоидии. Имеются морские и пресноводные обитатели.

Род ульва, морской салат — Ulva (рис. 344) имеет однолетнее пластинчатое слоевище, округлое, до широко пластинчатого, часто с перфорациями, простое или рассеченное, с ровными или волнистыми краями. Слоевище крупное высотой от нескольких сантиметров до 1 м, грубое, прикрепленное. На ранних стадиях развития таллом имеет вид нити, похожей на *Ulothrix*, но затем помимо поперечных делений клеток наступают продольные, ведущие к формированию двухслойной пластины. Нормальная морфология, так же как и у *Enteromorpha*, теряется, если развитие *Ulva* идет без присутствия бактерий. Клетки одноядерные, с постенным хлоропластом, имеющим один или несколько пиреноидов. Жизненный цикл с изоморфным чередованием форм развития (диплоидный спорофит и гаплоидный гаметофит). Зооспоры четырехжгутиковые, обычно обладают отрицательным фототаксисом, при их образовании происходит редукционное деление.

Половой процесс изогамный и гетерогамный. Гаметы двужгутиковые, обладают положительным фототаксисом. Копуляция гамет происходит при встрече

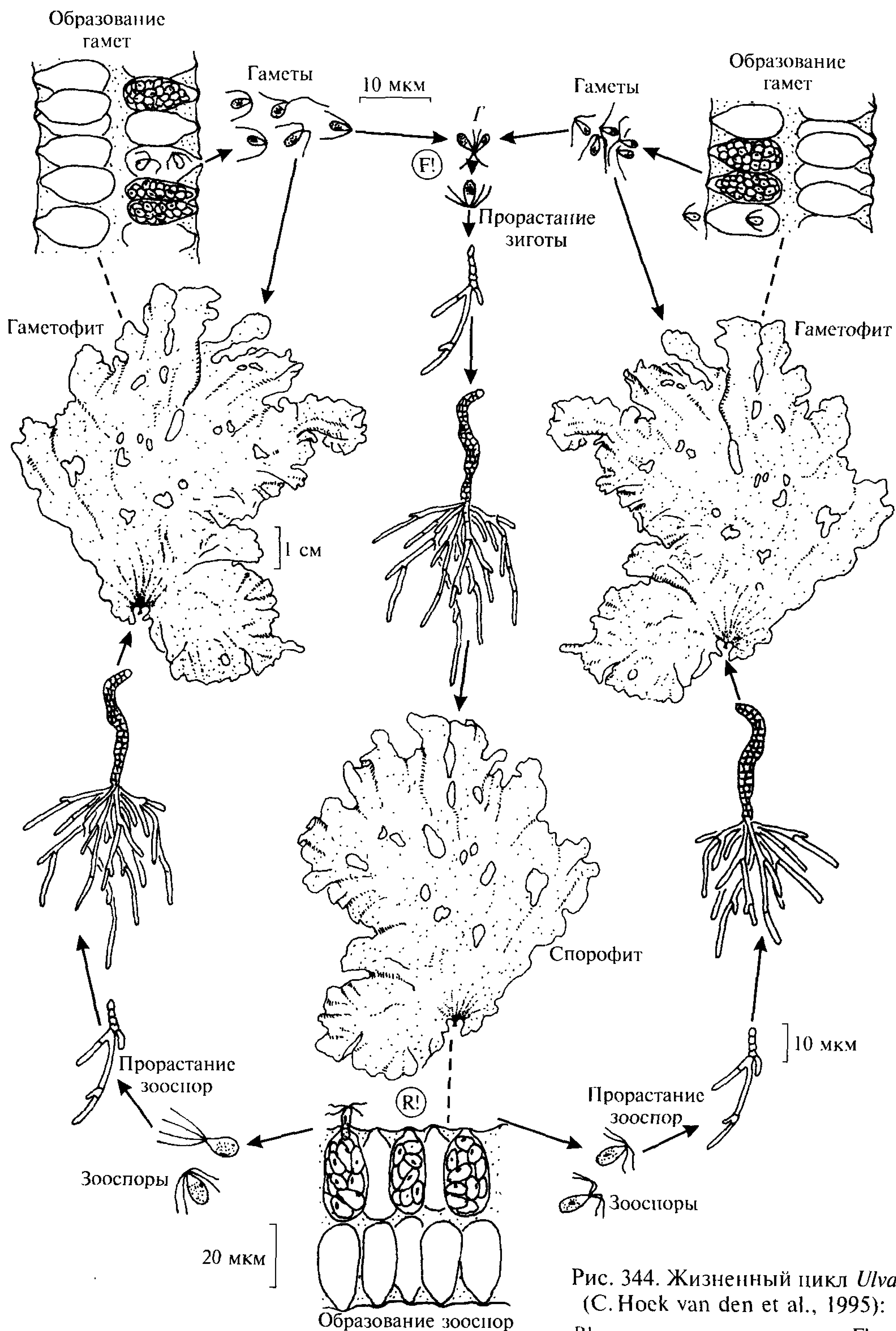


Рис. 344. Жизненный цикл *Ulva* (C. Hoek van den et al., 1995):
R! — редукционное деление; F! — оплодотворение

гамет разного полового знака, гаметы из одного и того же таллома не сливаются. Четырехжгутиковая планозигота какое-то время подвижна, затем она оседает на субстрат, прикрепляется к нему передним концом, втягивает жгутики и формирует клеточную стенку. При прорастании зиготы диплоидное ядро митотически делится; после первого клеточного деления одна клетка развивается в ризоид, а из другой начинает развиваться пластинка. У некоторых видов возможно партеногенетическое развитие гамет в новую особь.

Ulva встречается на каменистых грунтах, скалах, сваях, раковинах моллюсков в литорали и сублиторали до глубины 25 м в чистых и загрязненных водах как северных, так и южных морей; выносит значительное опреснение. Она быстро способна колонизировать различные субстраты при благоприятных условиях. Экстракты из *Ulva* ингибируют рост личинок беспозвоночных животных, рост и развитие водорослей-эпифитов. Население многих приморских стран употребляет ее талломы в пищу.

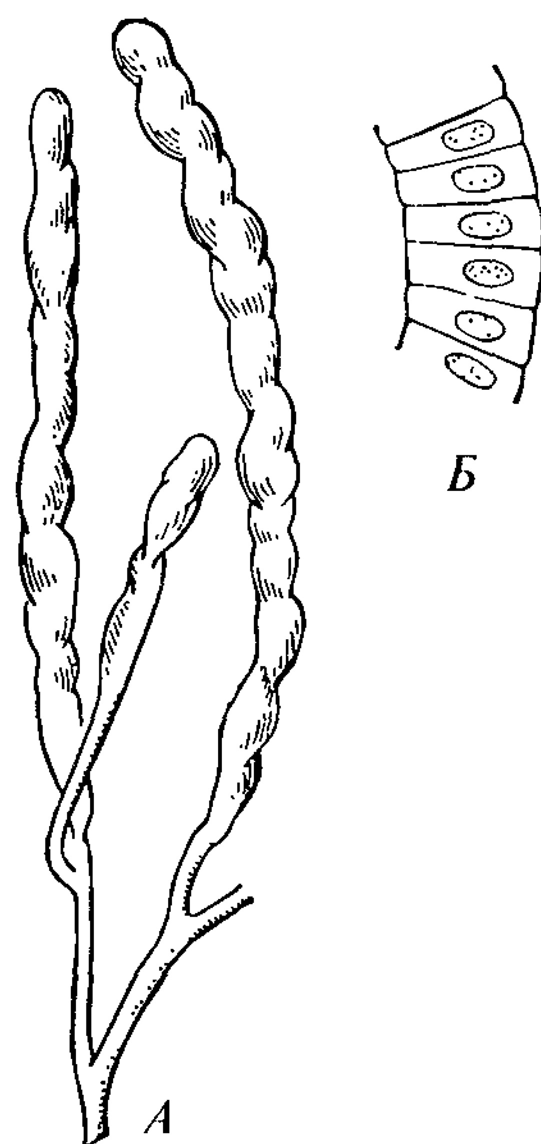


Рис. 345. *Enteromorpha* (Л.Л. Великанов и др., 1981):

А — внешний вид; *Б* — поперечный разрез стенки таллома

Род энтероморфа — Enteromorpha (рис. 345) имеет трубчатое слоевище различной формы — от сильно разветвленного до кишкообразного или пластинчатого, прикрепленного к субстрату. На ранних стадиях таллом имеет вид однорядной нити, затем формируется двухслойная пластинка, слои которой разъединяются, и таллом приобретает вид полой трубки с однослойной стенкой. Клетки одноядерные с единственным постенным хлоропластом, который может изменять положение в ответ на изменение направления освещения. У *Enteromorpha* жизненный цикл с изоморфной сменой форм развития. Некоторые виды размножаются только бесполым путем. Большинство представителей рода распространены в морях, могут расти в гиперсоленых озерах, хорошо растут в пресных водах. В ряде стран некоторые виды *Enteromorpha* используются в пищу и на корм скоту.

Порядок трентеполиевые — Trentepohliales

Маленькая группа (около 60—70 видов, 6 родов) наземных водорослей с ветвящимися нитями. Клетки окрашены в оранжевый или коричневатый цвет из-за наличия в клетках липидных капель, содержащих каротиноиды (β-каротин, астаксантин). Хлоропласты без пиреноидов, многочисленные, дисковидные. Цитокинез необычен для остальных ульвофициевых водорослей; он происходит с образованием фрагмопласта, клеточной пластинки и плазмодесмами. Но в плазмодесмах отсутствуют внутренние структуры, такие как десмотубулы, которые характерны для межклеточных взаимодействий высших растений. Гаметы (двужгутиковые) формируются в гаметангиях, зооспоры (четырехжгутиковые) — в зооспорангиях. Гаметангии и спорангии морфологически отличаются от вегетативных клеток. Неоплодотворенные гаметы могут разви-

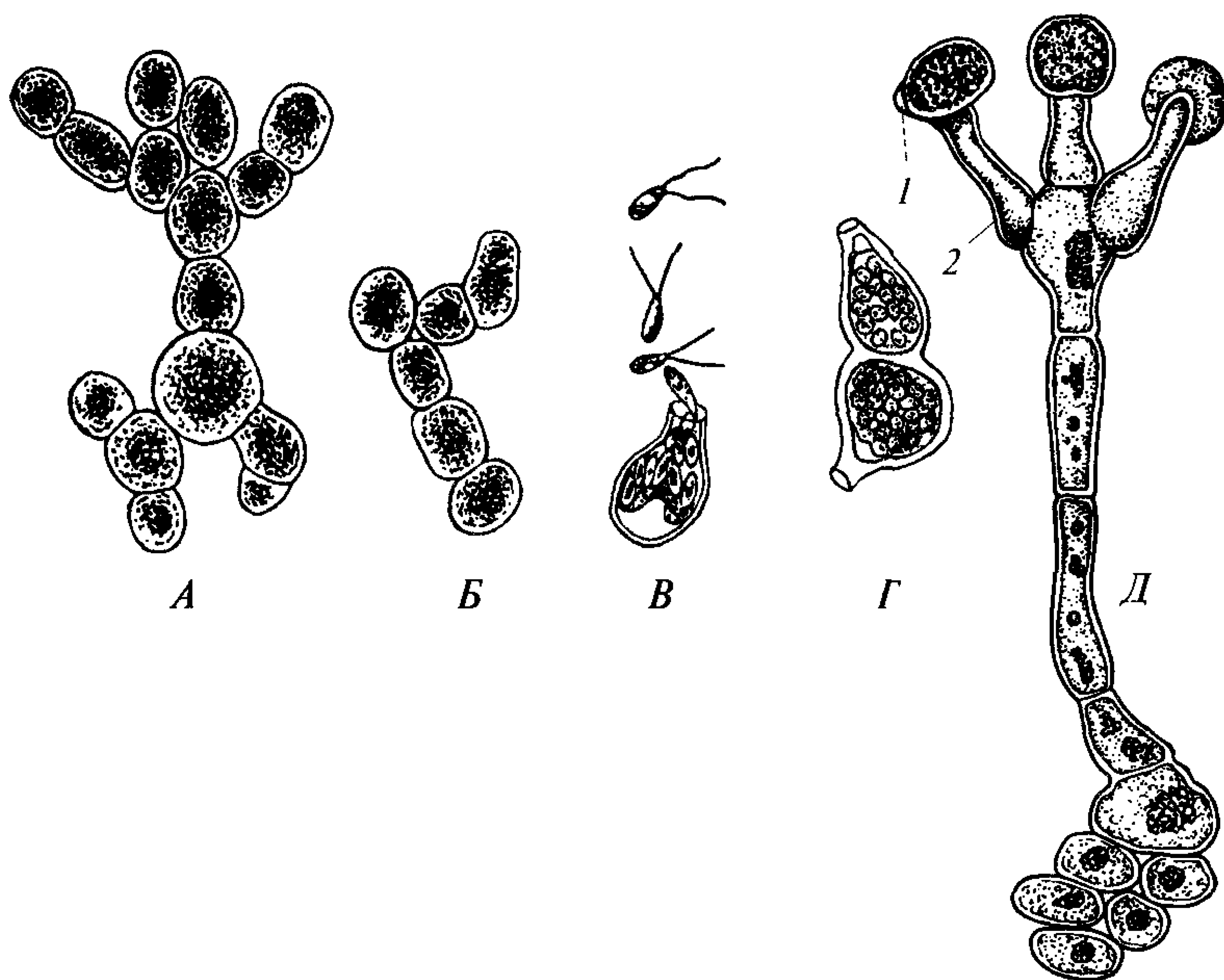


Рис. 346. *Trentepohlia* (F. E. Fritsch, 1935):

А, Б — фрагменты распростертой части таллома; *В, Г* — гаметангии (*В* — освобождение гамет); *Д* — часть таллома со спорангиями на ножках: *1* — спорангий, *2* — клетка-ножка

ваться в новые талломы, как у некоторых других ульвофициевых. У жгутиковых стадий отсутствует глазок, их четыре микротрубочковых корешка расположены крестообразно. Базальные тела ориентированы против часовой стрелки, но каждое базальное тело лежит на многослойной структуре (многослойная структура характерна для жгутиков харовых водорослей и высших растений, но у трентеполиевых она имеет ряд отличий). Жгутиковые стадии сильно сжаты в дорсовентральном направлении. Жизненный цикл — со спорической редукцией (показано по наличию синаптонемного комплекса в спорангиях), с изо- и гетероморфной сменой поколений. Помещены в класс ульвофициевых на основании данных филогенетического анализа, ориентации базальных тел жгутиков и др.

Трентеполиевые широко распространены в тропиках, субтропиках и умеренных зонах. Встречаются на влажной почве, камнях, строениях, коре деревьев, листьях, плодах. Некоторые виды — эндофиты и паразиты. Лишайники в родах *Racodium* и *Coenogonium* имеют в качестве фикобионта трентеполиевые водоросли. Представители из родов *Trentepohlia*, *Phycopeltis* и *Cephaleuros* образуют с грибами 14 видов лишайников в родах *Strigula* и *Raciborskiella*.

Род трентеполия — Trentepohlia (рис. 346) имеет гетеротрихальный таллом, состоящий из системы стелющихся по субстрату и восходящих неправильно ветвящихся нитей. Ползучие по субстрату нити без ризоидов, обычно короткие, легко распадающиеся на отдельные клетки. В связи с наземными условиями обитания вегетативные клетки приспособились к перенесению засухи. Они напоминают покоящиеся клетки других зеленых водорослей. Их оболочка слоистая и толстая, в ее состав входят спорополлениноподобные веще-

ства. Протопласт без вакуоли, содержит много дисковидных или лентовидных хлоропластов, зеленая окраска которых маскируется каротиноидами, растворенными в каплях масла. Размножение преимущественно вегетативное, путем разламывания нитей, отдельные участки которых или клетки легко переносятся ветром на новый субстрат.

Жизненный цикл гаплодиплобионтный со спорической редукцией и изоморфной сменой форм развития. На спорофите формируются только мейоспорангии, которые отличаются по форме от вегетативных клеток и сидят на клетке-ножке (рис. 346, *Д*). Спорангии отделяются и разносятся ветром, при попадании в каплю воды в них через несколько минут формируются четырехжгутиковые зооспоры. Зооспоры прорастают в гаплоидные гаметофиты, на которых образуются гаметангии (а у некоторых видов еще и зооспорангии). В шаровидных гаметангиях (рис. 346, *В*, *Г*), которые также разносятся ветром, в присутствии воды образуются гаметы. Копуляция гамет происходит редко, гаметы могут развиваться партеногенетически.

Многие виды *Trentepohlia* являются водорослевыми компонентами лишайников. *Trentepohlia* поселяется на коре деревьев, камнях, деревянных постройках, где образуют налет красного, коричневого или желтоватого цвета. Особенно обильно эта водоросль представлена в тропиках, где создает значительные проблемы, повреждая различные бетонные строения. В России *Trentepohlia* распространена повсеместно.

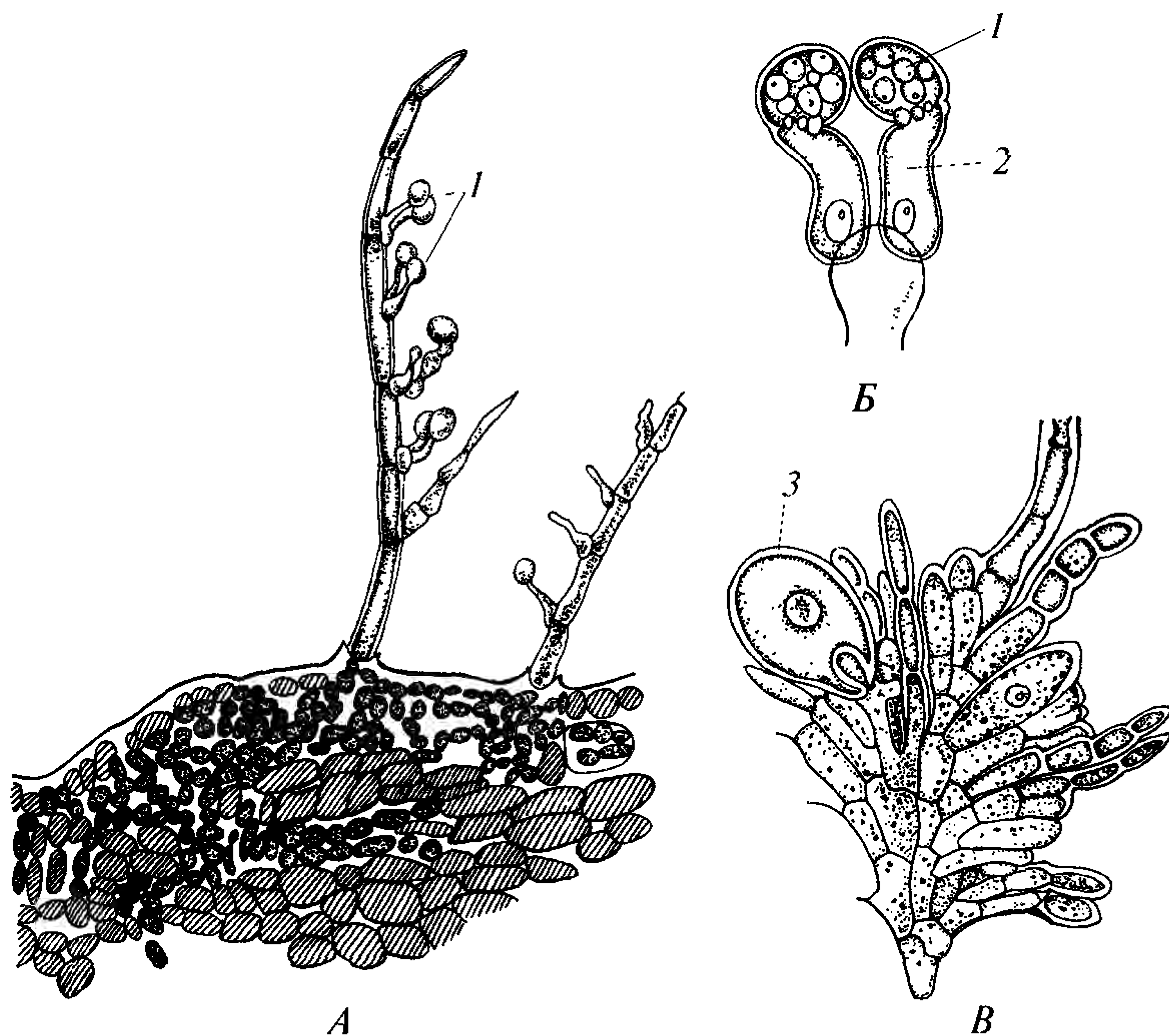


Рис. 347. *Cephaleuros* (F. E. Fritsch, 1935):

А — *C. minimus* в ткани листа *Zizyphus*, на вертикальных выростах расположены спорангии (*1*) на ножке; *Б* — спорангии (*1*) на клетках-ножках (*2*) у *C. virescens*; *В* — диск *C. laevis* с гаметангиями (*3*)

Род цефалеурос — Cephaleuros (рис. 347) состоит из ветвящихся нитей, свободных или собранных в округлые многослойные псевдопаренхиматозные пластинки. Жизненный цикл с гетероморфной сменой генераций, с хорошо развитым гаметофитом и редуцированным спорофитом. Гаметофит может себя воспроизводить, на нем формируются зооспорангии, в которых образуются четырехжгутиковые зооспоры. Из них опять развивается гаметофит. На том же гаметофите формируются гаметангии, в которых образуются двужгутиковые гаметы. Оплодотворение происходит внутри или вне гаментангия, система спаривания — гомоталличная. Представители рода — обычно облигатные эпифиты, могут быть паразитами тропических и субтропических деревьев, таких, как магнолия, кофе, какао, цитрусовые, чай, камелия и др.

Порядок кладофоровые (сифонокладовые) — Cladophorales (Siphonocladales)

Для представителей этого порядка характерен сифонокладальный тип дифференциации таллома с многоядерными клетками. Митоз в них не связан с цитокинезом. Перегородки формируются за счет впячивания плазмалеммы, плазмодесмы отсутствуют. Жизненный цикл гаплодиплобионтный со спорической редукцией и изоморфной сменой форм развития. У глубоководных форм имеется пигмент сифоноксантин. Встречаются как в морях, так и в пресных водоемах. Порядок насчитывает около 30 родов и более 400 видов. Некоторые авторы помещают формы в виде септированных нитей в порядок Cladophorales, а формы с сегрегативным делением (цитокинез полностью не зависим от митотического деления ядер, многоядерный протопласт распадается на отдельные многоядерные участки, которые одеваются собственными оболочками) в порядок Siphonocladales. Однако сходство состава клеточной стенки (целлюлоза), структура пиреноида (состоит из двух половинок), тип жизненного цикла (изоморфный) и данные молекулярных исследований поддерживают их объединение в один порядок.

Род кладофора — Cladophora (рис. 348, *А—В*) имеет слоевище в виде более или менее рыхлых кустистых дерновинок разнообразного облика. Может расти в форме подушкообразных, полушаровидных или шаровидных колоний. Нити ветвящиеся, могут достигать в длину нескольких метров; прикрепляются к субстрату с помощью базального диска или ризоидами. Клетки вытянутые, цилиндрические, с сетчатым хлоропластом, который имеет многочисленные пиреноиды. Размножается кладофора вегетативно (фрагментацией таллома), бесполым и половым путем. Жизненный цикл гаплодиплобионтный со спорической редукцией и изоморфной сменой форм развития. Зооспоры четырехжгутиковые, гаметы двужгутиковые, спорангии и гаметангии не отличаются по форме от вегетативных клеток. Встречается почти повсеместно как в пресных, так и в морских водах, образуя значительную биомассу.

Род ризоклониум — Rhizoclonium (рис. 348, *Г—Д*) имеет вид длинных, слабоветвящихся или неветвящихся нитей. Клетки вытянуты в длину, содержат сетчатый хлоропласт с многочисленными пиреноидами и многочисленные ядра. Встречается в пресных и морских местообитаниях. Пресноводные виды размножаются вегетативно и реже с помощью двужгутиковых клеток. Для не-

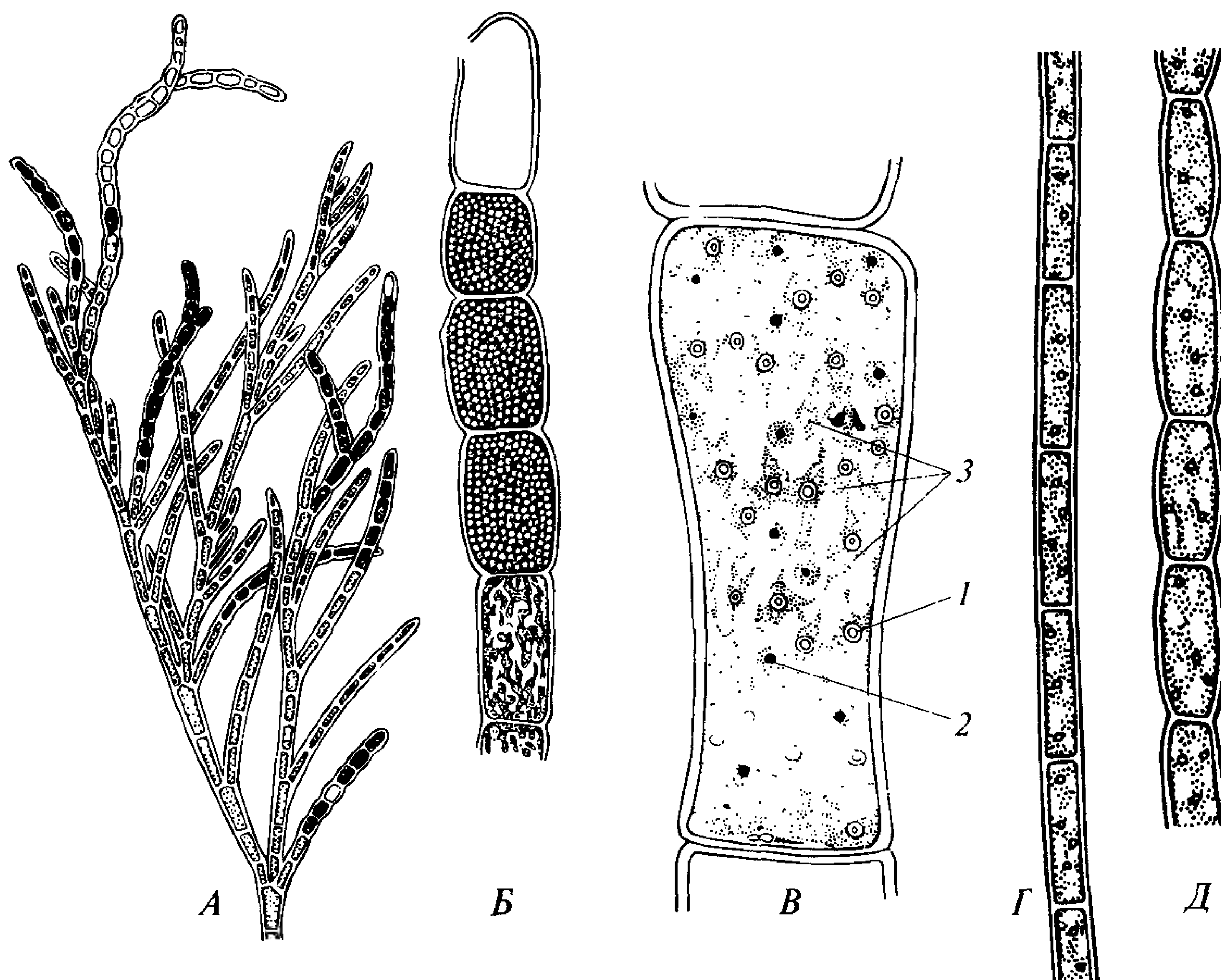


Рис. 348. Кладофоровые водоросли (Л.Л. Великанов и др., 1981).

Род *Cladophora*: *А* — часть нити с зооспорангиями (темные клетки); *Б* — зооспорангии; *В* — многоядерная клетка (*1* — пиреноиды, *2* — ядра, *3* — хлоропласт); *Г*, *Д* — род *Rhizoclonium* (К.Л. Виноградова и др., 1980)

которых морских видов показан жизненный цикл с изоморфной сменой форм развития.

Род валония — Valonia (рис. 349, *А*) имеет вид макроскопического прикрепленного к субстрату пузыря, от вершины которого отходят пузыри второго и третьего порядка. В отличие от предыдущих родов многоклеточность в онтогенезе у *Valonia* возникает поздно в результате отделения от старых клеток путем сегрегативного деления более молодых, значительно меньших по размеру, так называемых маргинальных (краевых) клеток (рис. 349, *Б*). Бесполое размножение *Valonia* — зооспорами, половое — гетерогамия. Встречается в тропических морях. Некоторые виды *Valonia* используют для изучения проницаемости, аккумуляции веществ, биоэлектрических явлений.

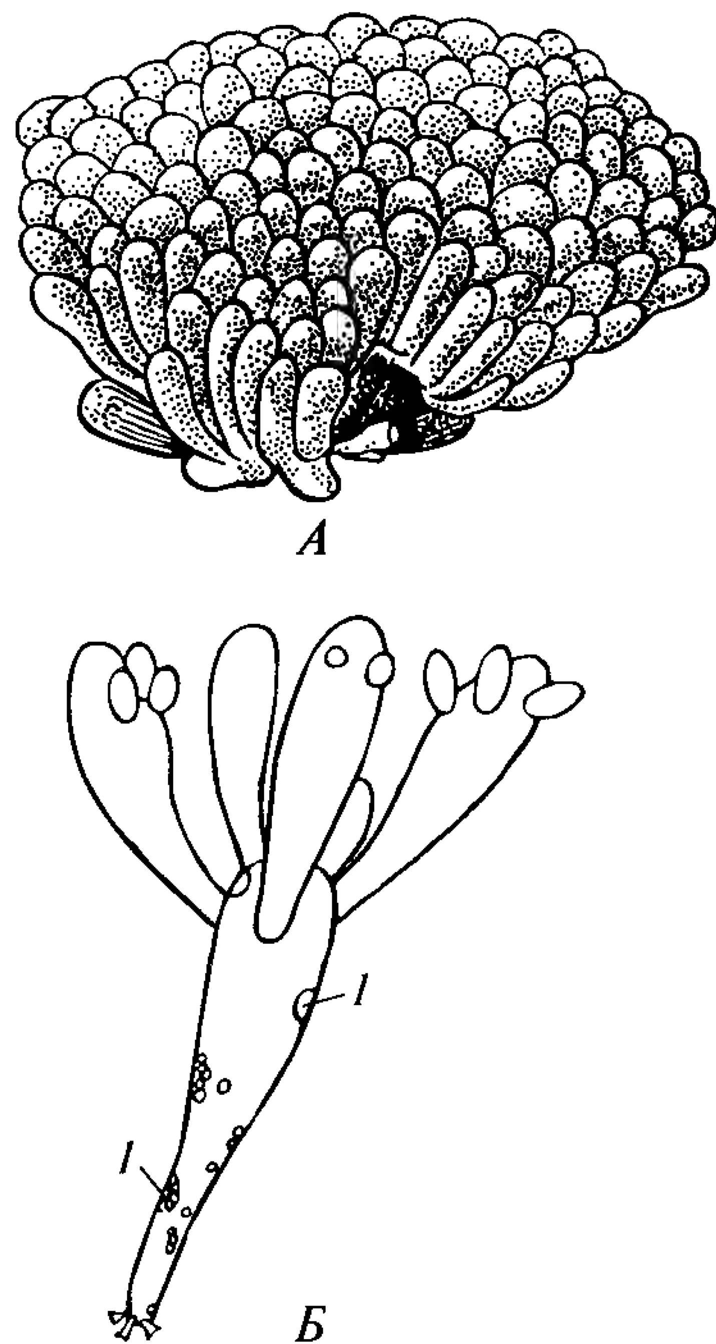


Рис. 349. *Valonia* (Л.Л. Великанов и др., 1981):

А — внешний вид таллома; *Б* — пузырь с маргинальными клетками (*1*) и ветвями

Порядок дазикладиевые — Dasycladales

Сифональный тип дифференциации таллома (у ряда представителей таллом одноядерный, многоядерным становится перед размножением), в клеточной стенке откладывается карбонат кальция. Фибриллярная фракция клеточной стенки представлена β-1,4-связанными маннанами. В состав оболочек цист входит целлюлоза. Запасные продукты — фруктан и крахмал. Зерна полисахаридов откладываются и в цитоплазме, что не характерно для других зеленых водорослей. Гаметы формируются в *оперкулятных* (имеющих крышечку) цистах внутри специализированных гаметангиев. Зигота развивается без периода покоя в вегетативный таллом. Тропические и субтропические морские макрофиты. Известны ископаемые останки (около 175 ископаемых родов), наиболее древние насчитывают 570 млн лет (докембрий — кембрий). Некоторые авторы придают этому порядку ранг класса (Dasycladophyceae). Порядок содержит 11 родов с 19—50 видами.

Род ацетабулярия — Acetabularia (рис. 350) имеет слоевище, представленное одной гигантской клеткой (до 25 см в длину), которая образует центральный цилиндр, прикрепленный к субстрату лопастевидным ризоидом. Боль-

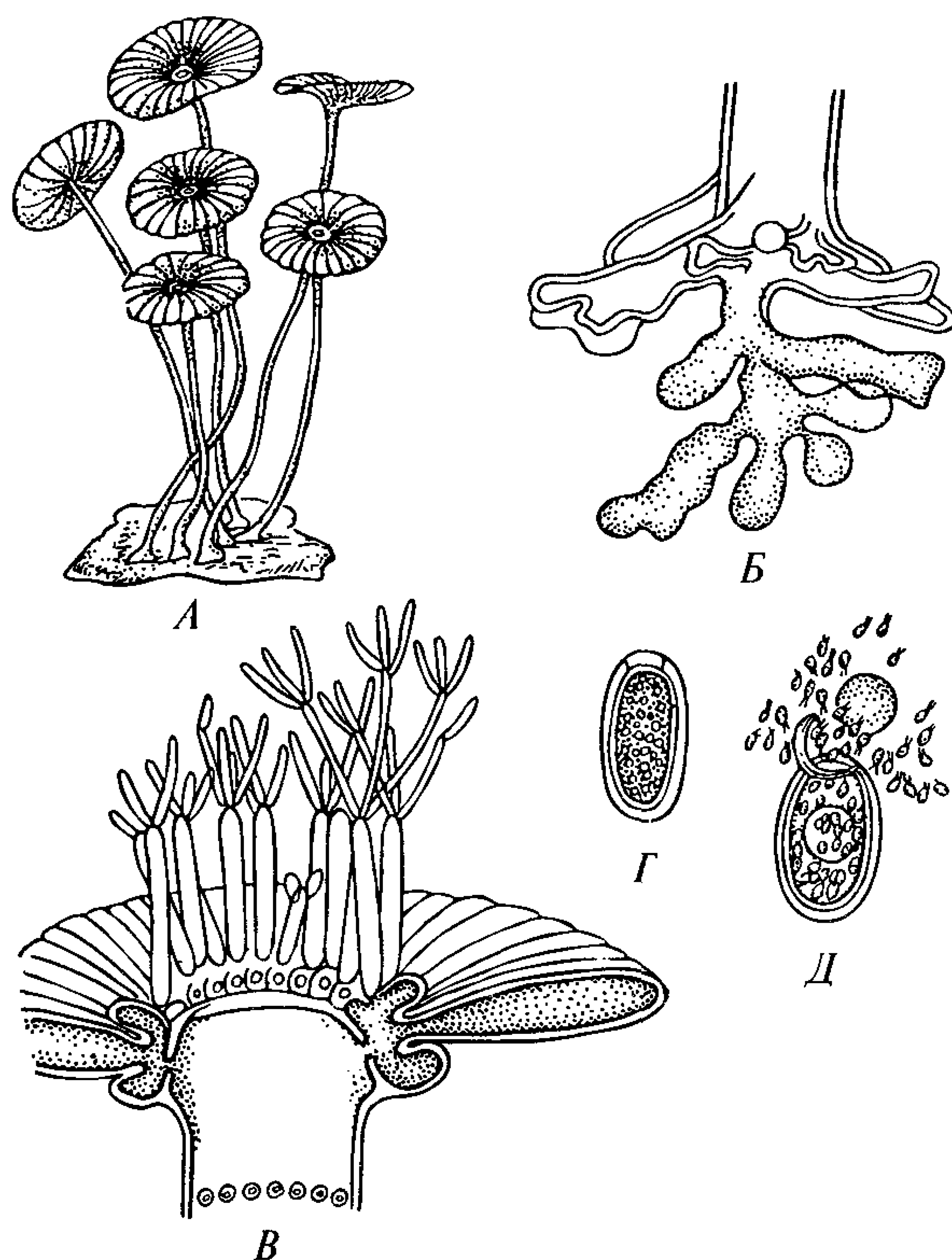


Рис. 350. *Acetabularia* (Л.Л. Великанов и др., 1981):
А — внешний вид, *Б* — лопастной ризоид; *В* — плодущая мутовка гаметангиев — «шляпка»; *Г* — циста; *Д* — прорастание цисты и выход гамет

шая часть клетки занята вакуолью с клеточным соком, в постеночном слое цитоплазмы расположены многочисленные хлоропласты. Ближе к верхушке на цилиндре формируется мутовка коротких боковых ветвей, после отмирания которых на столбике остаются следы. Единственное ядро крупное, расположено в ризоиде. Перед половым размножением оно многократно делится, причем первое деление мейотическое; многочисленные гаплоидные ядра потоком цитоплазмы переносятся в гаметангии. Таллом к моменту полового размножения имеет вид зонтика, лучи которого образованы гаметангиями. Они срастаются своими боками или остаются свободными, от столбика отделяются перегородками. В гаметангиях формируются цисты. Попадая в воду, они открываются крышечкой, освобождая двужгутиковые гаметы. Гаметы могут плавать около суток, и затем наступает изогамия. Планозигота обладает отрицательным фототаксисом. Она оседает на субстрат, теряет жгутики и прорастает без периода покоя в молодое растение, представляющее собой клетку, дифференцированную на вертикальный столбик и систему ризоидов.

Acetabularia — удобный модельный объект для изучения процессов регенерации, ядерно-цитоплазматических отношений и др. С помощью ряда манипуляций из ризоида можно удалить ядро и перенести его в другую клетку.

Порядок каулерповые (сифоновые, бриопсидовые) — Caulerpales (Siphonales, Bryopsidales)

Многоядерные сифональные формы с многочисленными пластидами, иногда многоосевого строения, иногда с карбонатом кальция в клеточных стенках. У некоторых зрелых организмов или на определенных стадиях жизненного цикла клеточная стенка может состоять преимущественно из маннанов, ксиланов или ксилоглюканов. Для ряда представителей известна *гетеропластидность* (наличие хлоропластов и амилопластов). Могут присутствовать дополнительные ксантофиллы сифонеин и сифоноксантин. Для большинства представителей жизненные циклы не ясны, мало информации имеется и о месте мейоза. Гетероморфный жизненный цикл показан для *Derbesia*. Ранее считавшееся предположение о наличии у большинства каулерповых диплобионтного жизненного цикла в последнее время подвергается сомнению. Полагают, что мейоз может иметь место при прорастании зиготы в макроскопический таллом. Размножение половое при слиянии двужгутиковых анизогамет, оогамия показана для пресноводного рода *Dichotomosiphon*. Зооспоры у каулерповых встречаются редко. Четырехжгутиковые зооспоры известны для рода *Ostreobium*, стефаноконтные зооспоры — для родов *Derbesia*, *Bryopsis* и *Bryopsidella*. Подавляющее большинство — морские тропические и субтропические макрофиты. Некоторые авторы придают этому порядку ранг класса Bryopsidophyceae. Порядок включает около 26 родов и 350 видов.

Род бриопсис — Bryopsis (рис. 351, *Б*, *В*) имеет одноосевое слоевище в виде деревца или кустика, прикрепленное ризоидами. От стелющейся части слоевища, которая может быть многолетней, вверх идет часто хорошо выраженная ось, от которой отходят боковые ветви, выполняющие ассимиляторную функцию. Боковые ветви располагаются двухрядно или беспорядочно и в свою очередь могут ветвиться, напоминая перышко. Вегетативное размножение осуществляется путем отделения и укоренения отдельных веточек. Большинство

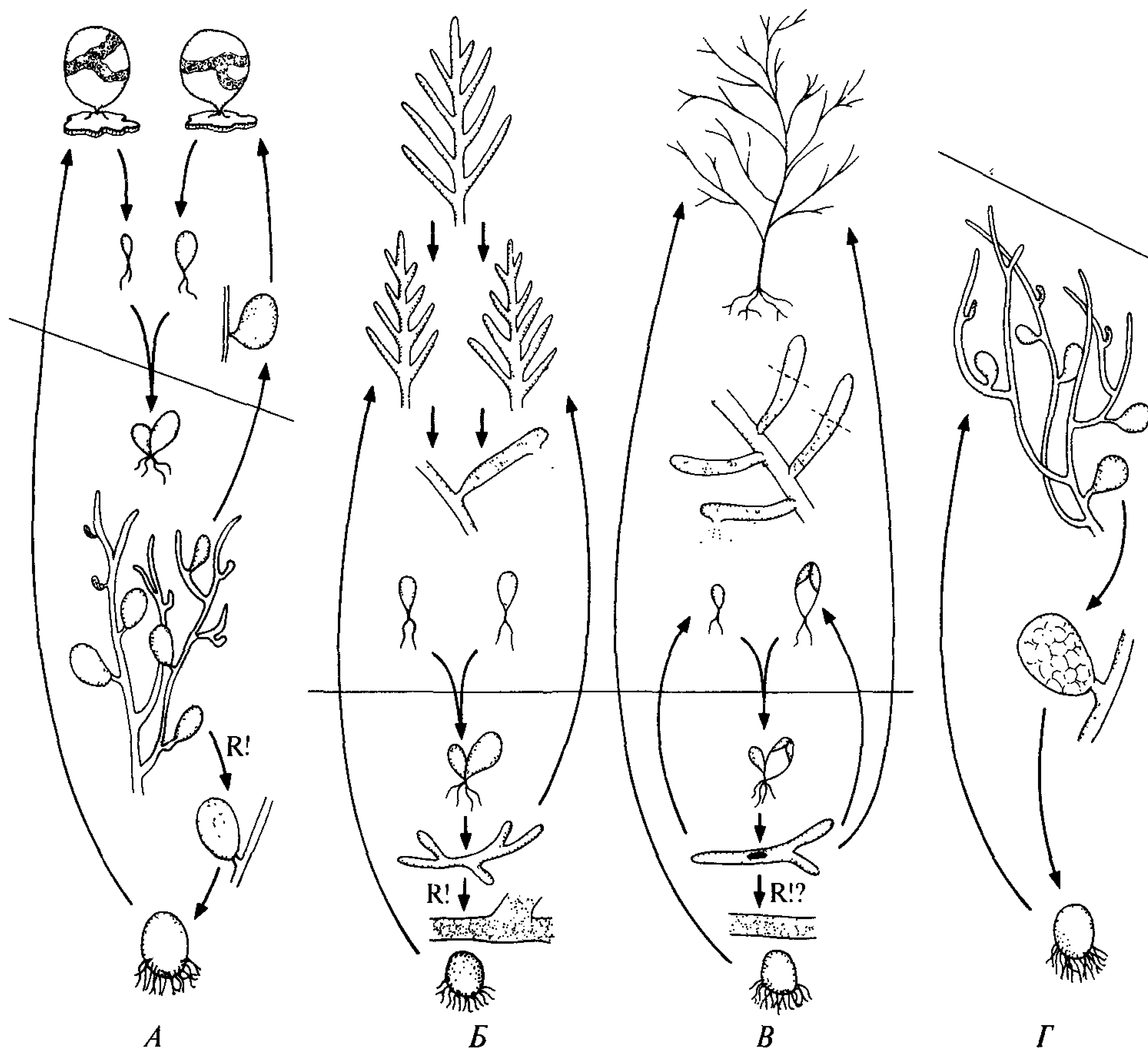


Рис. 351. Жизненный цикл комплекса *Derbesia — Halicystis — Bryopsis* (G. R. South, A. Whittick, 1987):

А — чередование гаметофита *Halicystis* и спорофита *Derbesia*; *Б* — чередование *Bryopsis* со спорофитом типа *Derbesia*; *В* — чередование гаметофита *Bryopsis hypnoides* с редуцированной спорофитной стадией протонемы; *Г* — бесполое размножение *Derbesia* стефаноконтными зооспорами; R! — мейоз

видов размножается половым путем (гетерогамия) (рис. 351, *В*); реже встречаются жизненные циклы с гетероморфной сменой жизненных форм (рис. 351, *Б*). В этом случае планозигота оседает и прорастает в нитчатое слоевище с крупным ядром. Дальнейшее деление ядра приводит к образованию стефаноконтных зооспор, прорастающих в вегетативный таллом. Микроспектрофотометрическое измерение уровня ДНК подтвердило, что гаметогенез у *Bryopsis* не связан с мейозом.

Bryopsis встречается в умеренных и тропических морях. Ряд авторов указывают на устойчивость его талломов к загрязнению (бытовые отбросы, мазут) и способность накапливать в своих слоевищах изотопы серы, кобальта, цезия и стронция, причем динамика аккумуляции и коэффициенты накопления стронция резко отличаются от таковых у других зеленых водорослей.

Род дербезия — Derbesia (рис. 351, *А, Г*) имеет одноосевой ветвящийся таллом длиной 1—10 см с одним типом пластид. Перегородка отделяет мешкообразный спорангий, в котором формируются стефаноконтные зооспоры, которые прорастают в небольшие шаровидные талломы, часто прикрепленные к кальцинированным красным водорослям и другим субстратам. Эта стадия раньше была описана как самостоятельный род водорослей — *Halicystis*. У этого рода присутствуют талломы двух типов: один дает маленькие гаметы с редуцированными хлоропластами, другой — крупные темно-зеленые гаметы, таким образом, талломы двудомные. Зигота прорастает без периода покоя в талломы *Derbesia*, но ядра сливаются только в спорангии. Крупные гаметы могут прорастать без слияния, образуя талломы *Derbesia*, но они будут гаплоидными и монокариотичными.

Род кодиум — Codium (рис. 352) имеет ложнотканевое многоосевое слоевище, сложенное нитями сифональной структуры. По форме слоевища бывают корковидными, шаровидными, эллипсоидными, грушевидными, шнуровидными или лентовидными, длиной от нескольких сантиметров до 8 м. Внутренняя часть слоевища образована рыхло переплетенными почти бесцветными нитями, наружный слой состоит из коротких пузыревидных ответвлений, отделенных перегородкой, — *утрикулов*. Они окрашены и выполняют ассимиляционную роль, так как содержат многочисленные хлоропласты без пиреноидов. Клеточная стенка без целлюлозы; она состоит, главным образом, из маннанов и сульфатированных арабиногалактанов. В рыхлой внутренней части слоевища поселяются водоросли — эндофиты из отдела синезеленых, которые окрашены в красный цвет. Полагают, что они живут в слоевищах *Codium*, главным образом гетеротрофно, и являются безвредными паразитами, хотя на мелководье могут осуществлять слабый фотосинтез. В то же время хлоропласты *Codium* и *Caulerpa* могут вступать в симбиоз с моллюсками, оставаясь жизнеспособными и продолжающими фотосинтезировать в течение по крайней мере трех месяцев.

Размножение *Codium* вегетативное (выводковыми почками, частями слоевища) и половое (половой процесс — гетерогамия). Полагают,

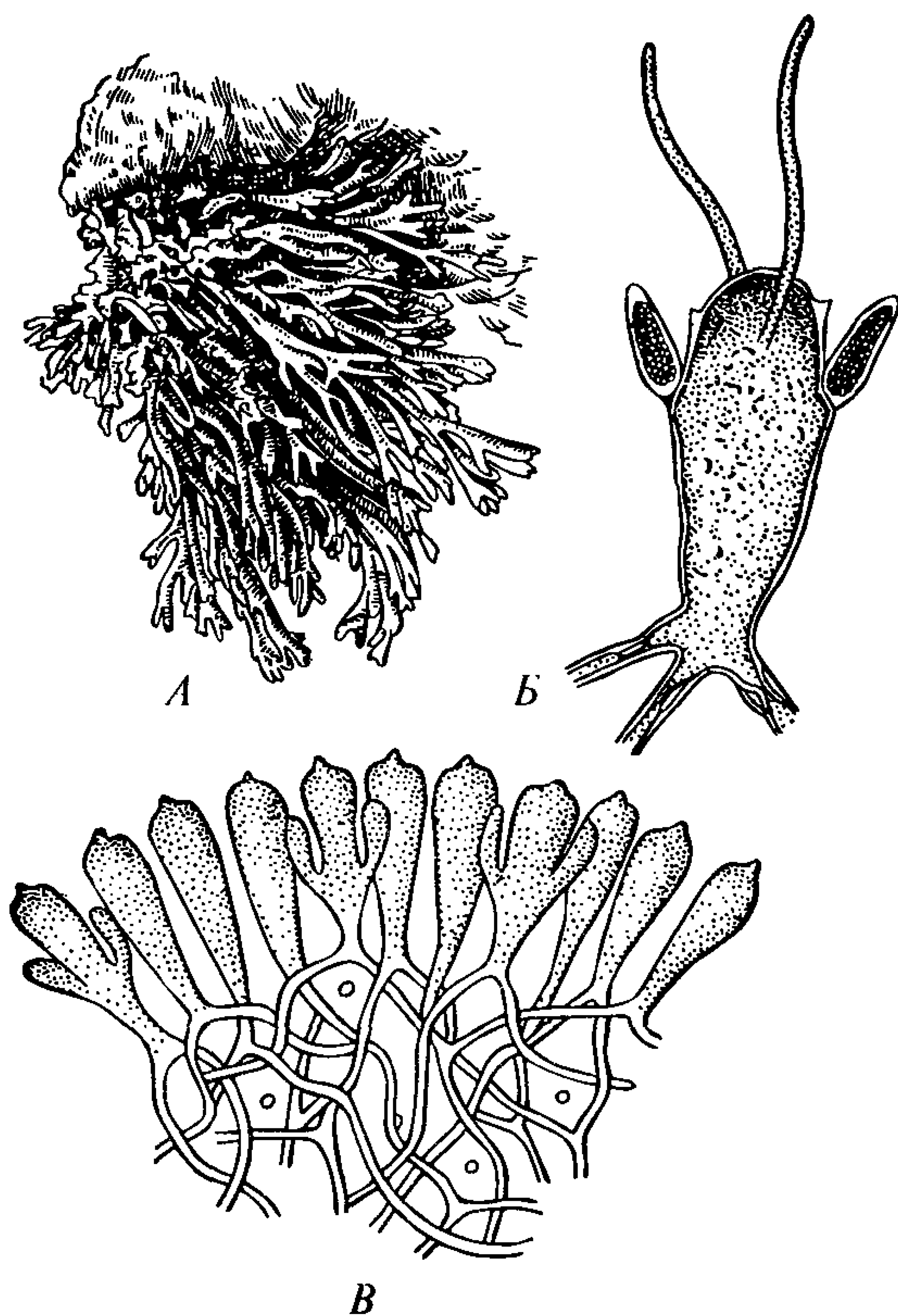


Рис. 352. *Codium tomentosum* (Л.Л. Великанов и др., 1981):

А – внешний вид таллома; *Б* — часть поперечного разреза таллома; *В* — кортикальный пузырь с гаметангиями

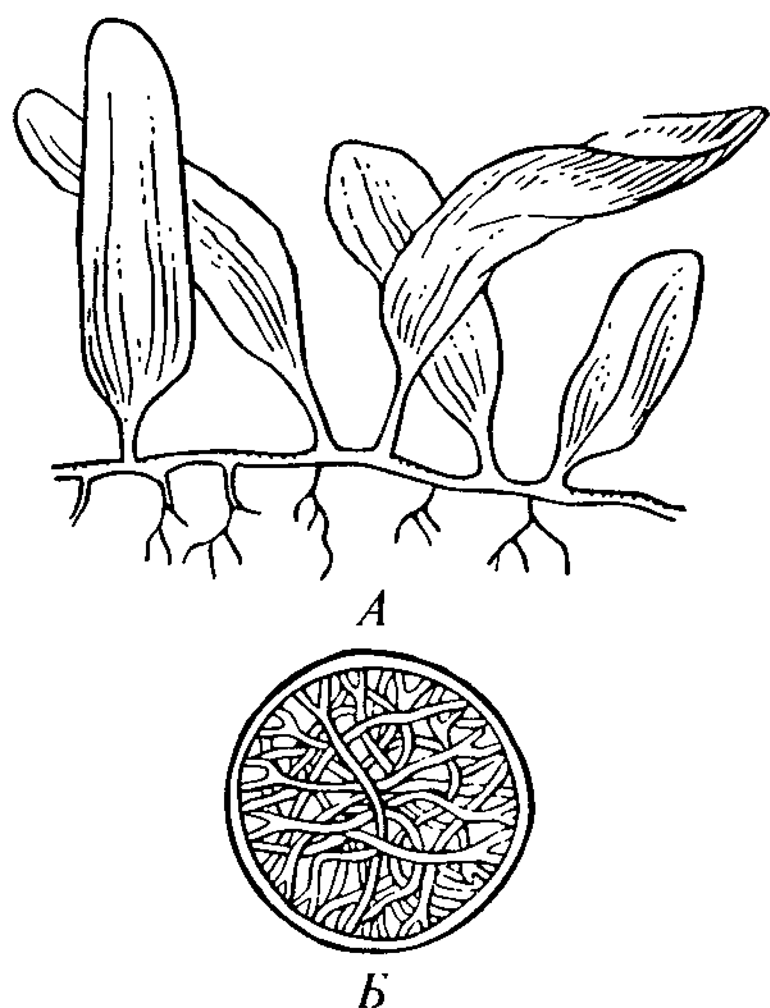


Рис. 353. *Caulerpa* (Л.Л.Великанов и др., 1981):
А — внешний вид таллома; *Б* — разрез таллома с балками

что перед образованием гамет происходит мейоз. Зигота прорастает без периода покоя. Имеются однодомные и двудомные виды, но показана половая нестабильность, что часто зависит от сезонных изменений условий существования и, возможно, от генетической неоднородности ядер в талломе. Крупные гаметы также могут прорастать без оплодотворения, давая новые талломы.

Codium — один из «глубоководных» родов среди зеленых водорослей; его представители обнаружены на глубине 84 м. Обитает в умеренных и тропических морях. В Японии и ряде стран Азии и Австралии употребляется в пищу.

Род каулерпа — Caulerpa (рис. 353) имеет одноосевое слоевище в виде стелющегося разветвленного «корневища», от которого вверх отходят вертикальные побеги разнообразной формы (цилиндрические или уплощенные до листовидных), выполняющие ассимиляторную функцию, а вниз — ризоиды, обеспечивающие прикрепление таллома к субстрату. По форме слоевища напоминают некоторые наземные растения. Таллом типично сифонального строения, крупных размеров (до 1 м). В нем присутствуют как дисковидные хлоропласты, так и бесцветные амилопласты. Характерная особенность талломов *Caulerpa* — образование внутреннего скелета из переплетающихся тяжей. В стенках слоевища отсутствует целлюлоза; клеточная стенка состоит из полимера ксилозы. Размножение вегетативное (отдельными участками таллома) и половое (анизогамия). Гаметы образуются в любой части ассимиляторов, и эти участки не отделяются перегородками. Гаметы освобождаются в слизи через специальные сосочки или бугорки. Зигота прорастает непосредственно в новую особь.

Обитает *Caulerpa* преимущественно в тропических морях. Некоторые виды образуют нейротоксины, опасные для людей.

Класс требуксиофициевые (требуксиевые) водоросли — Trebouxiophyceae

Класс назван по типовому роду *Trebouxia* (Octave Treboux — эстонский ботаник).

Общая характеристика

1. Преимущественно одноклеточные коккоидные формы, по внешнему виду близкие к хлорофициевым водорослям. Встречаются представители с сарциноидным и нитчатым типами дифференциации таллома.

2. Жгутиковые стадии имеют крестообразные микротрубочковые корешки с базальными телами, ориентированными против часовой стрелки, ризопласт присутствует (см. рис. 335).

3. Митоз полузакрытый, веретено метацентрическое (см. рис. 33, *Б*, т. 1), веретено не сохраняется в телофазе.

4. Цитокинез происходит за счет впячивания цитоплазматической мембраны в совокупности с фикопластом (см. рис. 34, *А*, т. 1). Плазмодесмы отсутствуют.

5. Размножение вегетативное, бесполое (зооспоры, автоспоры), половое.

6. Жизненные циклы разнообразные, но это представление требует подтверждения.

7. Присутствует гликолатдегидрогеназа.

8. Пресноводные и наземные, реже морские представители, многие формируют симбиозы.

Среди требуксиевых водорослей большинство представителей имеет коккоидный тип дифференциации таллома (*Chlorella*, *Golenkinia*, *Prototheca*, *Trebouxia* и др.), род *Desmococcus* (до сих пор широко известен и фигурирует как *Pleurococcus*) — сарциноидный, виды *Microthamnion* и *Leptosira* — нитчатый.

Класс был описан в 1995 г. на основании сравнения данных последовательности SSU rDNA. Ранее предложенное название класса Pleurastrophyceae (предложили в 1984 г. K. R. Mattox и K. D. Stewart для представителей с метацентрическим веретеном деления) требует замены, так как филогенетический анализ показал, что вид *Pleurastrum insigne* Chodat — типовой вид рода *Pleurastrum*, лежит вне ветви «плеврастровых» и должен быть перенесен назад в класс Chlorophyceae.

По строению жгутикового аппарата требуксиевые ближе к ульвофициевым, чем к хлорофициевым, но при сравнении последовательностей SSU rDNA оказалось, что они образуют сестринскую группу с хлорофициевыми (см. рис. 335) водорослями. Показано, что требуксиевые — монофилетичная группа, в которой по крайней мере 5 линий подтверждаются данными молекулярных исследований (рис. 354).

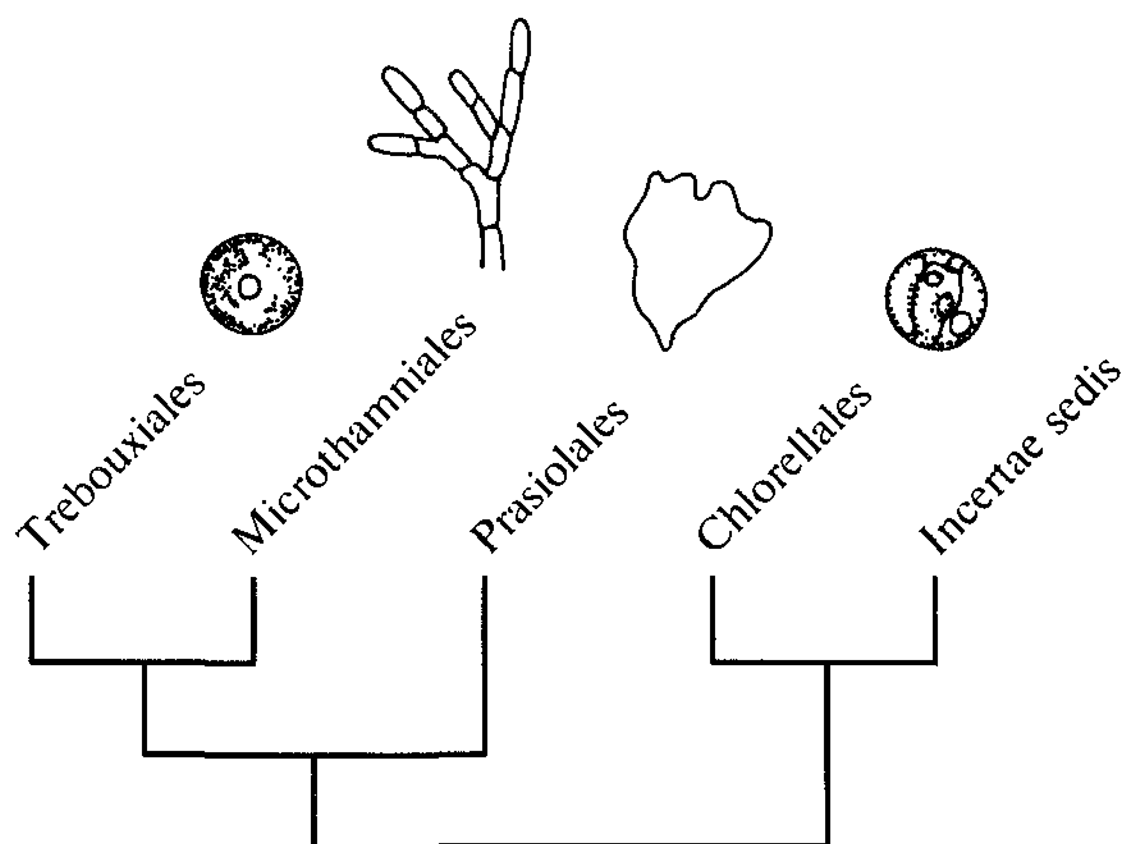


Рис. 354. Филогенетические связи основных линий внутри Trebouxiophyceae, основанные на данных 18S рДНК (L. A. Lewis, R. M. McCourt, 2004)

Система класса требует дальнейшей разработки. Выделяют несколько порядков: Trebouxiales, Chlorellales, Microthamniales, Ctenocladales* (далее не рассматривается), Prasiolales.

Порядок хлорелловые — Chlorellales

К порядку относят коккоидные автоспоровые водоросли.

Род хлорелла — Chlorella (рис. 355, *А*) — одноклеточная неподвижная зеленая водоросль от эллипсоидной до шаровидной формы, диаметр клеток 2—12 мкм. Под плотной целлюлозной оболочкой находятся цитоплазма, ядро и крупный зеленый хлоропласт. Есть виды без пиреноида. Для хлореллы характерна высокая скорость бесполого размножения с помощью неподвижных автоспор. Половое размножение не известно. Встречается в пресных и морских водах, в почве и как эндосимбионт пресноводных беспозвоночных, таких, как гидра, губки и многих других. Из-за высокой эффективности фотосинтеза и скорости размножения *Chlorella* — один из наиболее удобных объектов культивирования. Благодаря этой маленькой зеленой водоросли удалось раскрыть многие тайны фотосинтеза. *Chlorella* — полифилетичный род, большинство представителей его относится к классу требуксиевых, но некоторые виды должны быть перенесены назад, в класс хлорофициевых. Ряд других видов выделены в новый род *Watanabea*.

Род прототека — Prototeca имеет клетки сферического вида, которые размножаются с помощью автоспор (рис. 355, *Б*). Облигатные гетеротрофы, но в бесцветных клетках имеют пластиды, в которых откладывается крахмал. Встречается в почве и пресных водах. Вызывает заболевания крупного рогатого скота и людей с пониженным иммунитетом. Устойчивость к ряду лекарственных препаратов объясняется строением трехслойной клеточной стенки, которая содержит компонент, устойчивый к гидролизу, но отличающийся по спектральным характеристикам от спорополленина. Может вызывать заболевания

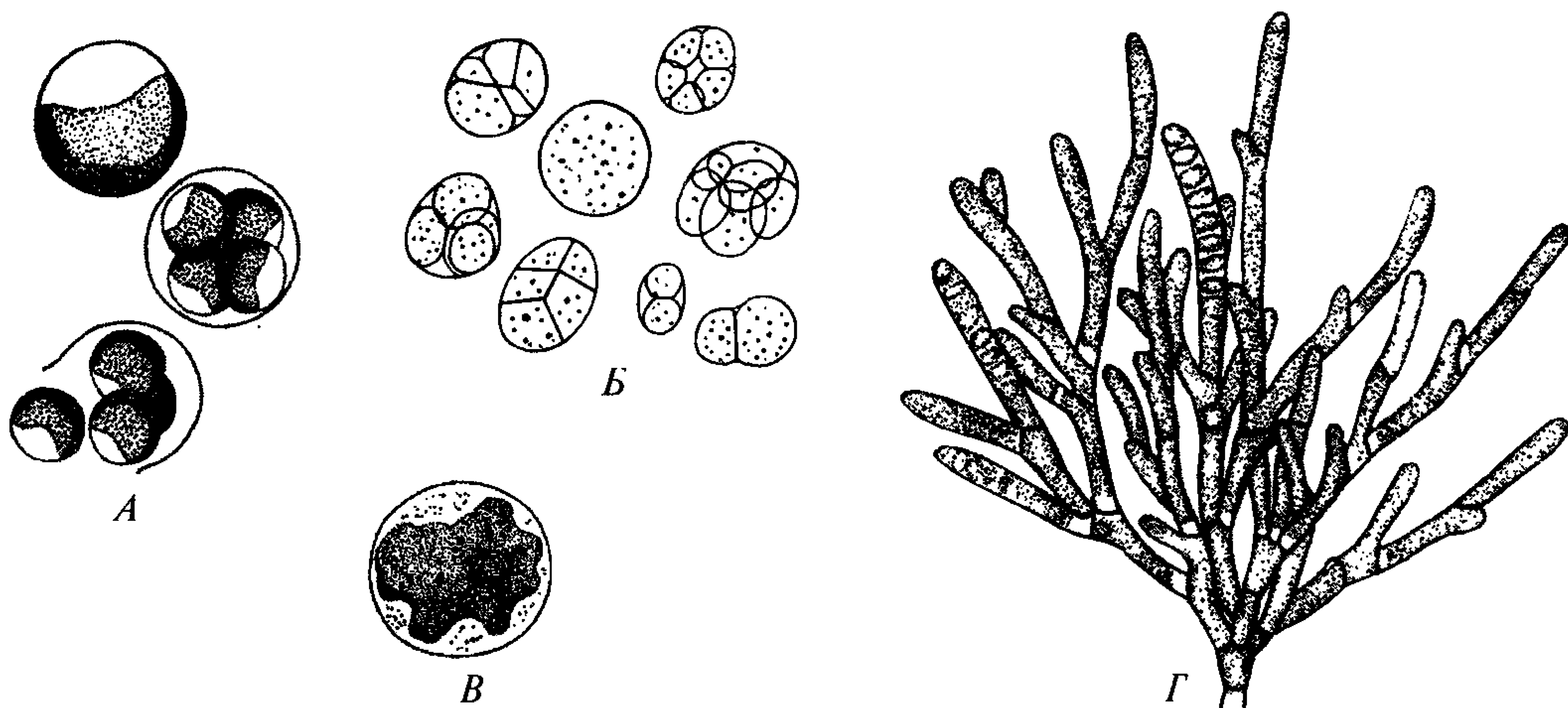


Рис. 355. Требуксиофициевые (F. E. Fritsch, 1935):
А — Chlorella; *Б — Prototeca*; *В — Trebouxia*; *Г — Microthamnion*

растений. При сравнении последовательности гена пластидной 16S рРНК, было показано, что *Helicosporidium*, патоген беспозвоночных, в том числе и насекомых, ранее относимый или к простейшим, или грибам, образует сестринскую ветвь с видами *Prototeca* и должен быть помещен в требуксиофициевые водоросли.

Порядок требуксиевые — Trebouxiales

Порядок включает роды, встречаемые в лишайниках; есть зооспоры.

Род требуксия — Trebouxia имеет клетки сферического вида. От близкого рода *Parietochloris* отличается осевым звездчатым хлоропластом с пиреноидом (рис. 355, *В*). Бесполое размножение осуществляется голыми зооспорами. Встречается или в свободном виде в наземных местообитаниях (например, кора деревьев), или как фотобионт лишайников. Род парафилетичный, некоторые виды перенесены в род *Asterochloris*.

Порядок микротамниевые — Microthamniales

Одноклеточные и нитчатые свободноживущие организмы. Бесполое размножение осуществляется с помощью зооспор.

Род микротамнион — Microthamnion имеет вид ветвящихся кустиков, состоящих из вытянутых клеток (рис. 355, *Г*). Прикрепляется к субстрату с помощью специализированной клетки. Хлоропласты постеночные, без пиреноида. Вегетативное размножение осуществляется фрагментами нитей, при отсутствии воды — акинетами. При бесполом размножении в вегетативных клетках образуются двужгутиковые зооспоры в количестве 2—4—8. Встречается на почве и в пресных водах, часто с кислым значением pH.

Порядок празиоловые — Prasiolales

Одноклеточные, нитчатые и пластинчатые формы, образующие зооспоры. Встречаются в разнообразных условиях, включая пресные и морские воды и наземные местообитания.

Род празиола — Prasiola имеет таллом в виде небольшой однослойной пластинки высотой до 20 см, прикрепленной к субстрату с помощью ризоидов (рис. 356) или одноосевых нитей. Клетки имеют осевые звездчатые хлоропласты. Половой процесс гетерогамный и оогамный. Для некоторых видов *Prasiola* показан уникальный для зеленых тип жизненного цикла — гаплодиплобионтный, с соматической редукцией. У таких организмов клетки верхней части пластины делятся мейотически, а затем митотически, давая мозаичные гаплоидные участки гаметангиальных зон. Двужгутиковый сперматозоид оплодотворяет яйцеклетку, полученная зигота утрачивает один из жгутиков и перемещается с помощью оставшегося. Имеются сообщения о наличии у ряда видов зиготического цикла и гаплодиплобионтного со спорической редукцией, но все эти данные нуждаются в дальнейшей проверке. Встречается *Prasiola* на почве, в значительной мере содержащей аммоний, и на помете птиц на скалах, а также в холодных быстротекущих горных водотоках. Известны виды, обитающие в экстремальных условиях на побережье Антарктиды. При этом

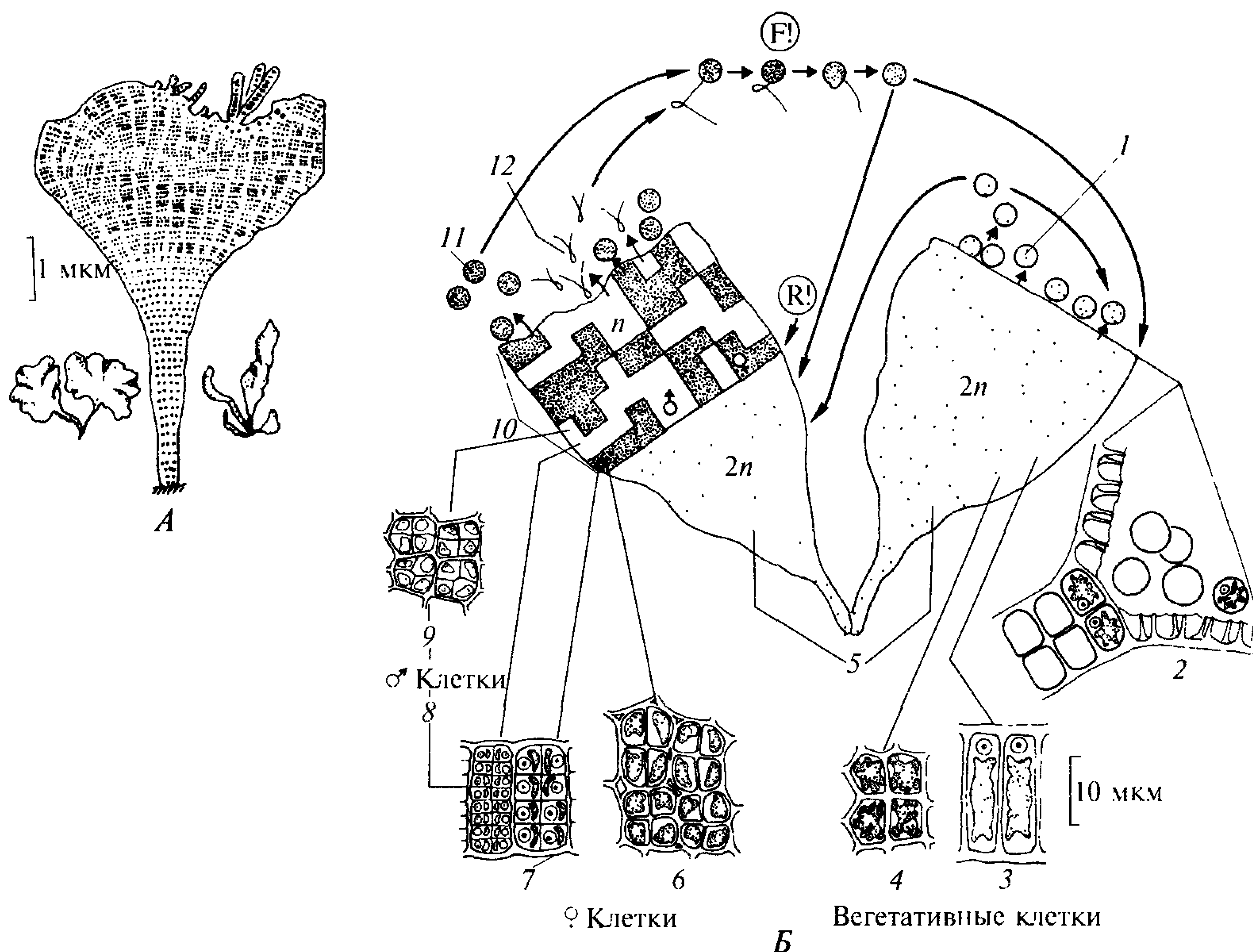


Рис. 356. *Prasiola stipitata* (C. Hoek van den et al., 1995):

А — внешний вид; *Б* — жизненный цикл: *1* — апланоспоры; *2* — освобождение апланоспор; *3* — вегетативные клетки (в продольном разрезе); *4* — вегетативные клетки (вид с поверхности); *5* — спорофит; *6* — женские клетки (вид с поверхности); *7* — женские клетки (на поперечном срезе); *8* — мужские клетки (в поперечном разрезе); *9* — мужские клетки (вид с поверхности); *10* — гаметофит (гаплоидный); *11* — яйцеклетки; *12* — сперматозоиды; F! — оплодотворение; R! — мейоз

аминокислоты, такие, как пролин, возможно, служат как криопротектанты, а наличие соединений, поглощающих ультрафиолет, помогает адаптироваться к высоким дозам солнечной радиации во время антарктического лета.

Класс хлорофициевые, или зеленые водоросли, — Chlorophyceae

Общая характеристика

1. Одноклеточные, колониальные (в том числе и ценобиальные) и многоклеточные представители с монадным, пальмеллоидным, коккоидным, сарциноидным, нитчатым, разнонитчатым, сифональным типами дифференциации таллома.

2. Микротрубочковые корешки расположены крестообразно. Базальные тела расположены супротивно или сдвинуты по часовой стрелке, не перекрываются (см. рис. 335). Ризопласт может присутствовать. Органические чешуйки на жгутиках встречаются редко.

3. Митоз закрытый, полузакрытый, телофазное веретено исчезает до цитокинеза.

4. Цитокинез с образованием впячивания, фикопласта. У некоторых формируется клеточная пластинка с плазмодесмами (см. рис. 34, т. 1).

5. Фермент в фотодыхании — гликолатдегидрогеназа.

6. Размножение вегетативное, бесполое (зооспоры, апланоспоры, автоспоры) и половое (холо-, изо-, гетеро- и оогамия).

7. Жизненный цикл гаплобионтный с зиготической редукцией.

8. Большинство — пресноводные представители, некоторые обитают в морских, солоноватоводных и наземных условиях.

Один из крупных и разнообразных классов водорослей. Еще недавно хлорофициевые водоросли группировали в порядки на основании их морфологических особенностей. Монадных представителей объединяли в порядок Volvocales, коккоидных — в Chlorococcales, сарциноидных — в Clorosarcinales, гетеротрихальных — в Chaetophorales и т.д. Применение методов филогенетического анализа показало, что существует параллельная эволюция типов организации таллома, вследствие чего этот признак нельзя использовать для получения классификационных систем, которые бы в большей степени отражали филогению. По данным филогенетического анализа, расположение базальных тел жгутиков (напротив друг друга или сдвинуты по часовой стрелке) и число жгутиков лучше отражают филогенетические связи в этой группе зеленых водорослей (рис. 357), чем тип дифференциации таллома, наличие и отсутствие клеточной стенки или наличие многоядерных клеток. Поэтому в новых классифика-

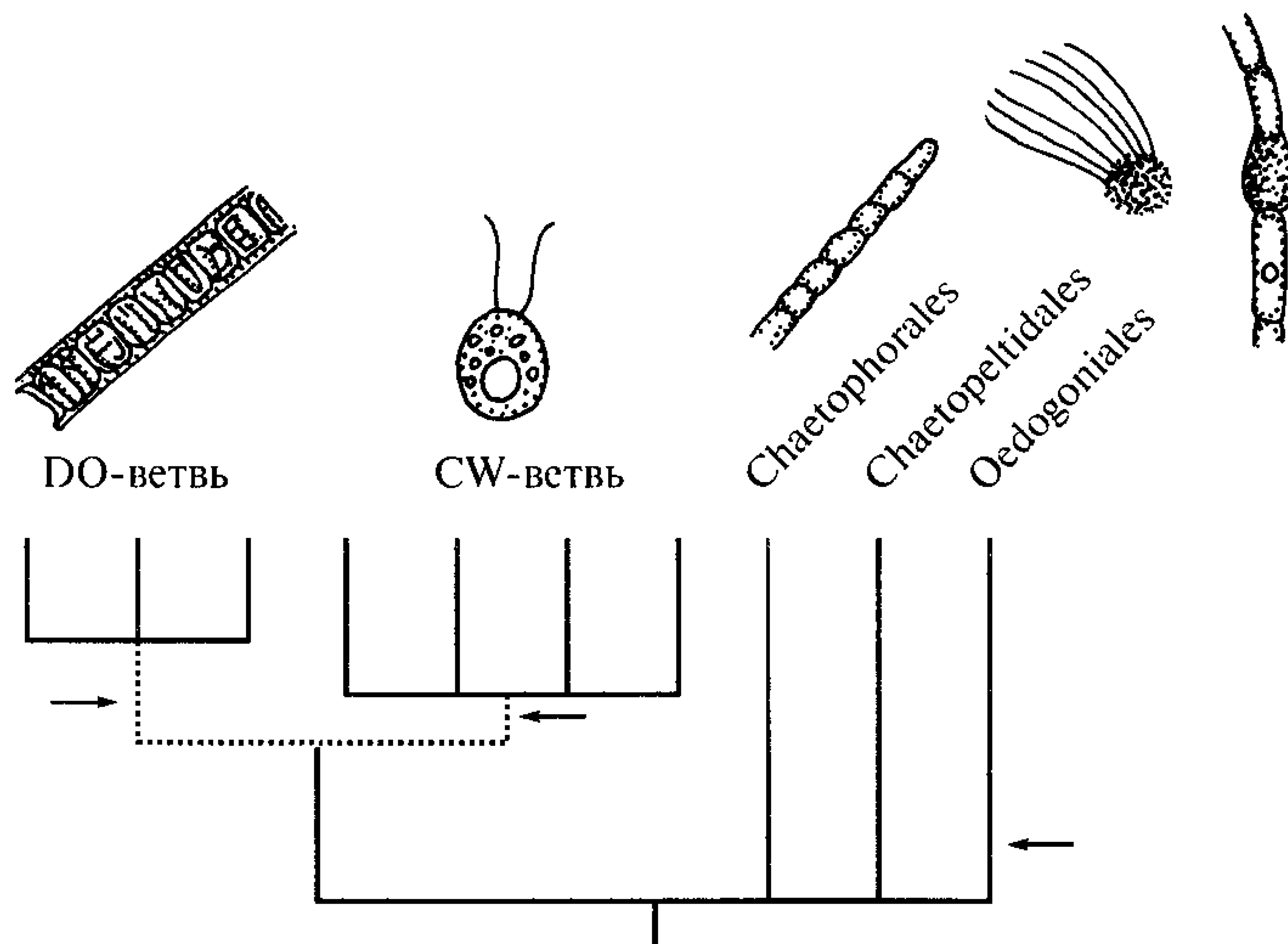


Рис. 357. Филогенетические связи основных линий Chlorophyceae, основанные на данных последовательности нуклеотидов ДНК (L.A. Lewis, R.M. McCourt, 2004).

Ветвь с расположением базальных тел жгутиков на 12—6 ч (DO-ветвь) включает представителей порядков Sphaeropleales и Chlorococcales; ветвь со сдвигом базальных тел по часовой стрелке на 1—7 ч (CW-ветвь) включает порядки Chlamydomonadales, Chlorococcales и Chlorosarcinales. Пунктирные линии показывают те области дерева, которые плохо разрешены с помощью молекулярных данных. Стрелки показывают возможное нахождение ветвей неясного систематического положения (incertae sedis)

ционных схемах порядки одновременно могут содержать представителей с монадной, коккоидной, нитчатой или с другой морфологией.

Некоторые таксоны, которые ранее сближали с наиболее древними представителями (например, *Chlamydomonas*), оказались теснее связаны с более продвинутыми, другие (например, *Oedogonium*), считавшиеся продвинутыми, в действительности могут быть относительно рано дивергировавшими от общего ствола хлорофициевых водорослей. Хотя основные тенденции в новых подходах к системе хлорофициевых определились, но еще не так много представителей этого класса изучено с помощью ультраструктурных и молекулярных методов.

Большинство хлорофициевых водорослей на основании ультраструктурных особенностей и данных по изучению последовательностей ряда генов попадают в одну из двух важнейших линий — с противоположными базальными телами или с базальными телами, сдвинутыми по часовой стрелке. В дальнейшем эти две ветви, возможно, будут формализованы как подклассы. Полагают, что эти обе группы произошли независимо от предка со сдвигом базальных тел против часовой стрелки.

Порядок хетопелтиевые — Chaetopeltidales

Порядок объединяет представителей порядка Tetrasporales (в старых системах), которые имеют четырехжгутиковые подвижные клетки с противоположными базальными телами. Именно для этого порядка показано наличие чешуек на жгутиковых клетках.

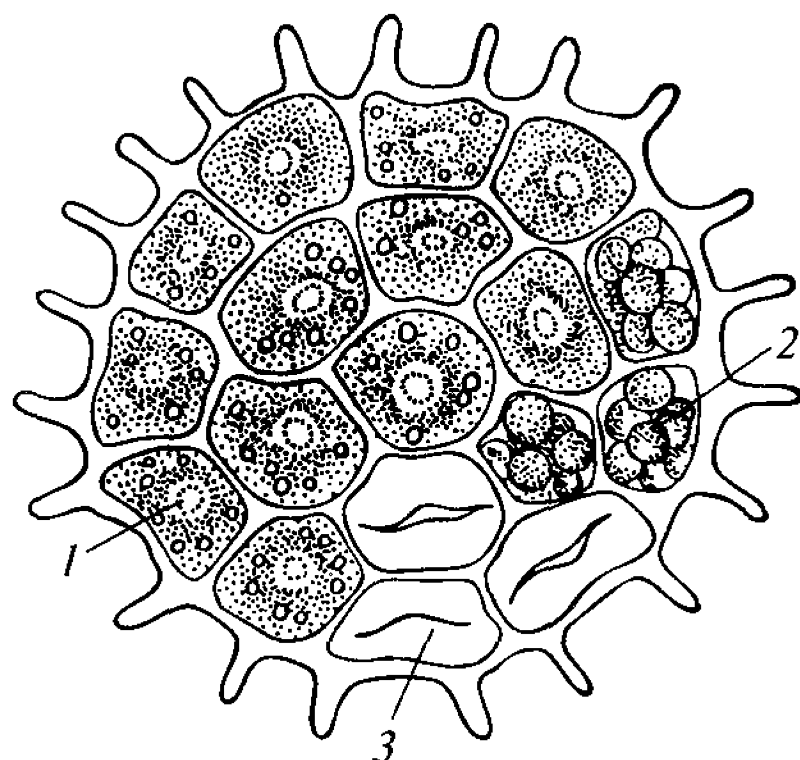
Порядок сфероплеевые — Sphaeropleales

Порядок сфероплеевые (рассматривается в понимании Deason et al., 1991, но не Bold, Wynne, 1985) включает некоторые таксоны, имеющие подвижные клетки с противоположным расположением базальных тел, и тех неподвижных представителей, для которых показано сходство в ультраструктурных и молекулярных особенностях. В этот порядок тогда попадают ценобиальные представители *Pediastrum*, *Hydrodictyon*, *Scenedesmus*, многоядерные нитчатые *Sphaeroplea*, одноклеточные коккоидные, некоторые виды из родов *Neochloris*, *Characium* и др. На основании анализа последовательностей SSU rDNA и других данных показано, что в состав последних родов включены виды, которые в настоящее время относят к разным классам. Например, для многоядерных видов рода *Neochloris*, оставленных в сфероплеевых, оставляют и это родовое название, но те из них, которые перенесены в другие порядки, относят сейчас к новым родам *Ettlia* (одноядерные) и *Parietochloris*. Часть видов из рода *Characium* с зооспорами, имеющими клеточную стенку, под родовым названием *Chlamydopodium* перенесены в другую ветвь хлорофициевых.

Род педиаструм — Pediastrum (рис. 358) представлен ценобиями, имеющими вид звездчатой многоугольной пластинки. Периферические клетки имеют один или два выроста и для увеличения плавучести ценобиев могут быть снабжены пучками хитиновых нитей. Клеточная стенка содержит кремний и альгинаны — углеводородные полимеры, которые, как полагают, обеспечивают устойчивость к микробному разрушению и гидролизу.

Рис. 358. Ценобий *Pediastrum* (Л.Л.Великанов и др., 1981):

1 — вегетативные клетки; *2* — клетки с зооспорами; *3* — пустые клетки после выхода зооспор



При бесполом размножении в клетках формируется множество двужгутиковых зооспор, которые, не выходя наружу, внутри материнских клеток складываются в крошечные пластинки, освобождающиеся после разрушения оболочек родительских клеток. Каждый ценобий *Pediastrum* способен дать столько дочерних ценобиев, сколько вегетативных клеток образуют родительский ценобий.

При половом размножении двужгутиковые гаметы выходят в воду, сливаются, формируя диплоидную зиготу. Зигота прорастает после мейоза, образуя 4 зооспоры, каждая из которых превращается в *полиэдр* (многоугольная клетка). В нем формируются новые зооспоры, которые складываются в новый ценобий.

Род гидродикцион, водяная сеточка, — Hydrodictyon имеет однолетнее мешковидное или блюдцевидное слоевище с сетчатыми стенками, свободноплавающее, достигающее 1,5 м в длину. Стенки ценобия состоят из пяти- или шестиугольных ячеек, сложенных из многоядерных клеток, соединенных в углах ячеек по 3, реже по 4. Длина клеток может достигать 15 мм. Большая часть клетки занята вакуолью с клеточным соком, в постеночном слое цитоплазмы располагается сетчатый хлоропласт с многочисленными пиреноидами. Клеточная стенка у *Hydrodictyon* в отличие от *Pediastrum* и *Scenedesmus* не накапливает значительного уровня альгинанов.

Бесполое размножение (рис. 359) осуществляется с образованием дочерних ценобиев. Протопласт каждой клетки может поделиться, образуя до 20 000 двужгутиковых зооспор. В такие синхронные цитокинезы вовлечены микротрубочки фикопласта. Находясь в материнской клетке, зооспоры некоторое время двигаются, затем складываются в новую сеточку, которая после разрушения родительской клеточной стенки выходит в воду. Альтернативная форма бесполого размножения может встречаться, когда зооспоры или гаметы освобождаются из родительской клетки и каждая превращается в полиэдр. Полиэдры прорастают, формируя небольшие сферические сеточки из слипшихся зооспор. Каждая клетка такой сети может образовывать новую сеточку, как описано выше.

Половое размножение *Hydrodictyon* осуществляется с помощью двужгутиковых гамет, которые мельче зооспор. Они освобождаются из родительской клетки через пору в ее оболочке. Слияние гамет происходит с помощью трубки, напоминая этот процесс у *Chlamydomonas*. Зигота превращается в покоящуюся зигоспору, которая после периода покоя прорастает с образованием четырех зооспор. Первое деление ядра в ней — редукционное. Каждая из зооспор формирует полиэдр. Процесс образования новой сеточки в нем происходит, как описано выше (см. рис. 359).

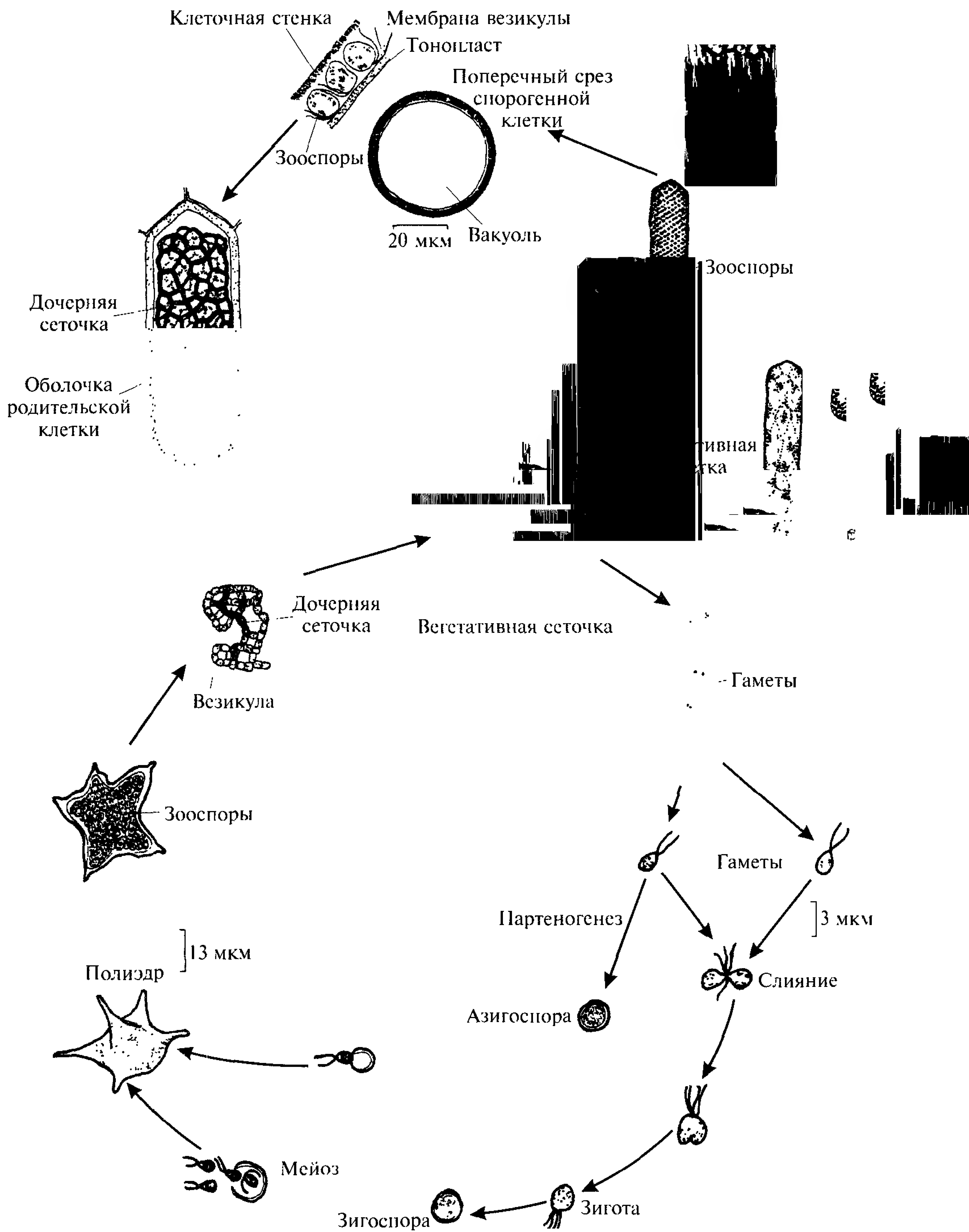


Рис. 359. Жизненный цикл *Hydrodictyon reticulatum* (R. E. Lee, 1999)

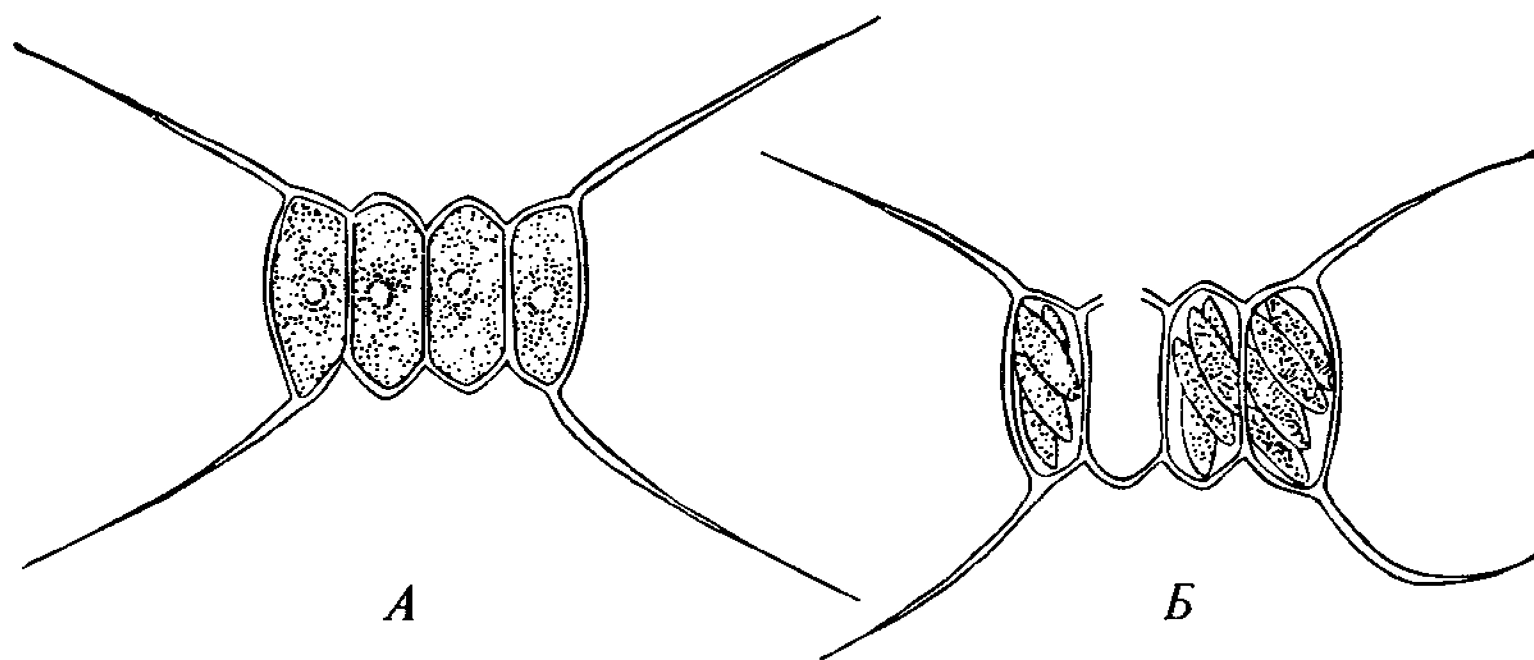


Рис. 360. *Scenedesmus quadricauda* (Л.Л. Великанов и др., 1981):
А — ценобий; *Б* — образование новых ценобиев

Hydrodictyon распространен повсеместно в стоячих или текучих водах. Иногда развивается в массовом количестве в водоемах, достигших определенной степени эвтрофикации.

Род сценедесмус — *Scenedesmus* образует плоские ценобии, состоящие чаще всего из 4—16 клеток (рис. 360), но встречаются одно- и двуклеточные формы. Ценобии состоят из цилиндрических клеток. Концевые клетки часто орнаментированы короткими шипами и пучками хитиновых волосков. Клеточная стенка может быть различным образом орнаментирована гранулами, шипиками и другими структурами. Клеточная стенка содержит альгинаны. В клетках располагаются единственный хлоропласт и одно ядро. Бесполое размножение осуществляется с помощью автоспор, которые в материнской клетке складываются в новый ценобий. Дочерний ценобий освобождается после разрушения оболочки материнской клетки.

Представители рода широко распространены в пресных водах с различной степенью органического загрязнения, часто образуя плотные популяции.

Филогенетический анализ указывает на близость родов *Scenedesmus*, *Pediastrum* и *Hydrodictyon*. Три одноклеточных таксона, ранее описанные как вариации *Chlorella fusca*, оказались тесно связанными с родом *Scenedesmus*.

Род сферолея — Sphaeroplea имеет вид свободноплавающих неветвящихся нитей, состоящих из очень удлиненных многоядерных клеток (длина превышает ширину в 15—60 раз). Клеточные стенки очень тонкие, отсутствуют слизистые чехлы. Цитоплазма внутри клеток разделена на кольцеобразные участки несколькими крупными вакуолями. Каждое цитоплазматическое кольцо

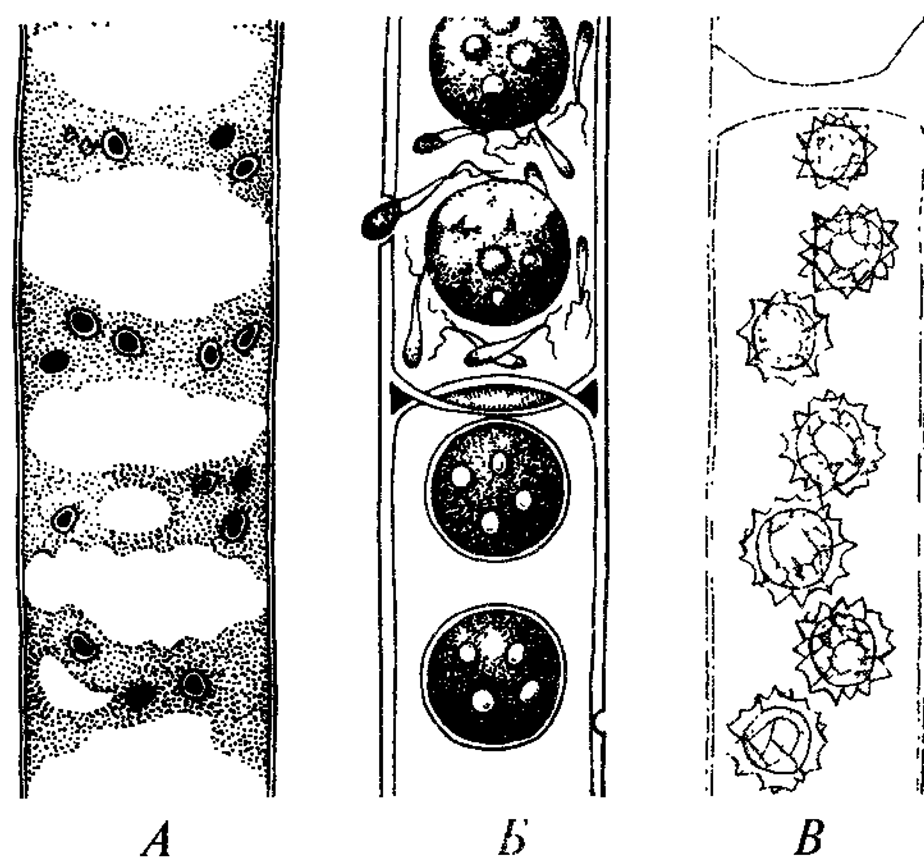


Рис. 361. *Sphaeroplea* (F.E. Fritsch, 1935):
А — часть клетки с двумя хлоропластами; *Б* — оплодотворение; *В* — зиготы

включает несколько ядер и кольцеобразный хлоропласт с несколькими пиреноидами (рис. 361). Митозы и цитокинезы разъединены. Полагают, что поперечная перегородка развивается с помощью фикопласта. Половое размножение — гетеро- и оогамия, при прорастании зиготы происходит мейоз. Образующиеся зооспоры прорастают в новые нити.

Порядок хламидомонадовые (в широком смысле) — Chlamydomonadales (s.l.)

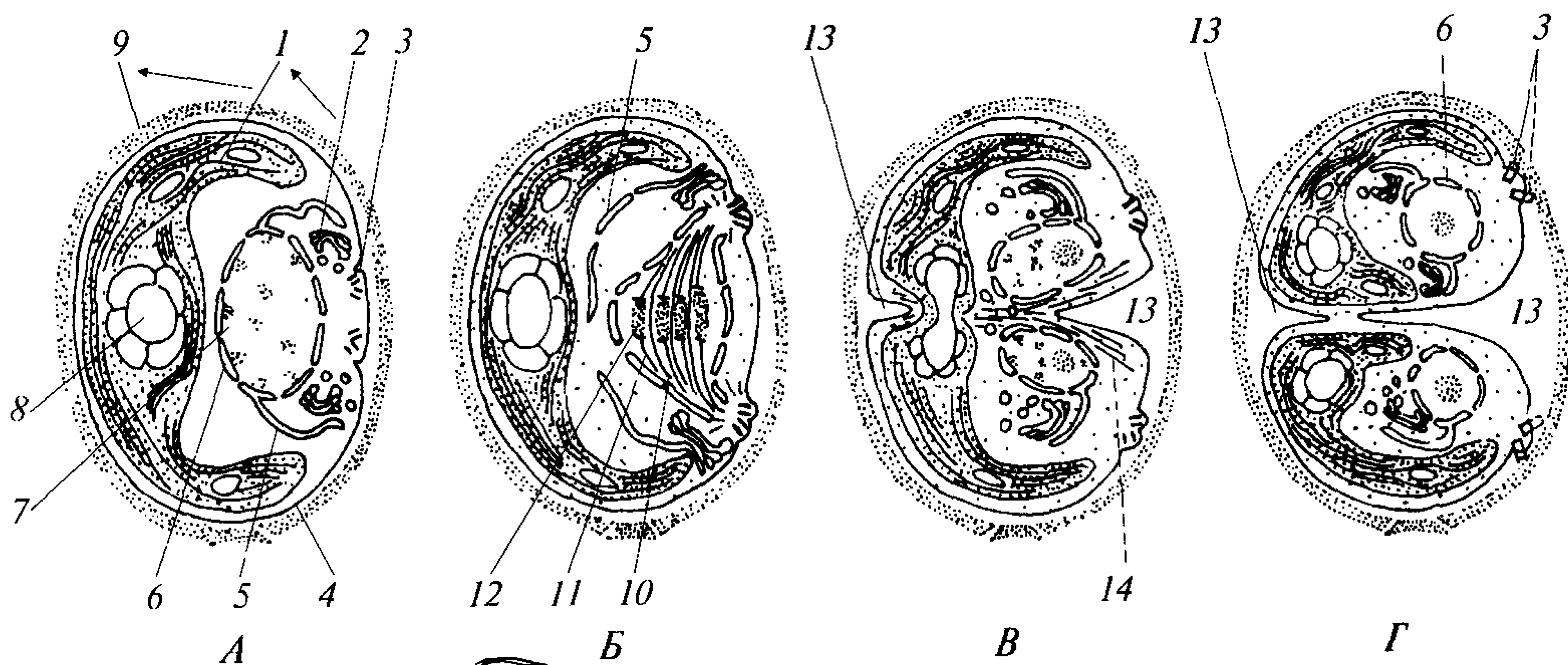
К порядку относят хлорофициевые водоросли со сдвигом базальных тел по часовой стрелке, с различными типами дифференциации таллома. Этот порядок на основе данных анализа последовательности SSU rDNA включает три важнейшие линии. Первая линия представлена хлорофициевыми водорослями с монадным типом дифференциации таллома, ранее относимыми к вольвоксовым. Сюда входит часть пальмеллоидных представителей из бывшего порядка Tetrasporales, имеющих двужгутиковые подвижные клетки. Вторая линия включает некоторые коккоидные формы, ранее относящиеся к порядку Chlorococcales, такие, как *Tetracystis*, некоторые *Chlorococcum* (например, *Ch. hypnosporum*), ряд видов, перенесенных из рода *Chlamydomonas* (*Ch. moewusii*). Третья линия включает часть представителей с монадным типом дифференциации таллома, ранее относимых к вольвоксовым (например, *Dunaliella*, *Haematococcus*, *Stephanosphaera*, некоторые *Chlamydomonas*), коккоидные формы (например, *Dictyosphaerium*, *Dimorphococcus*, некоторые бывшие *Chlorococcum*), ветвящиеся нитчатые (*Gongrosira*) и многоядерные сифональные (*Protosiphon*).

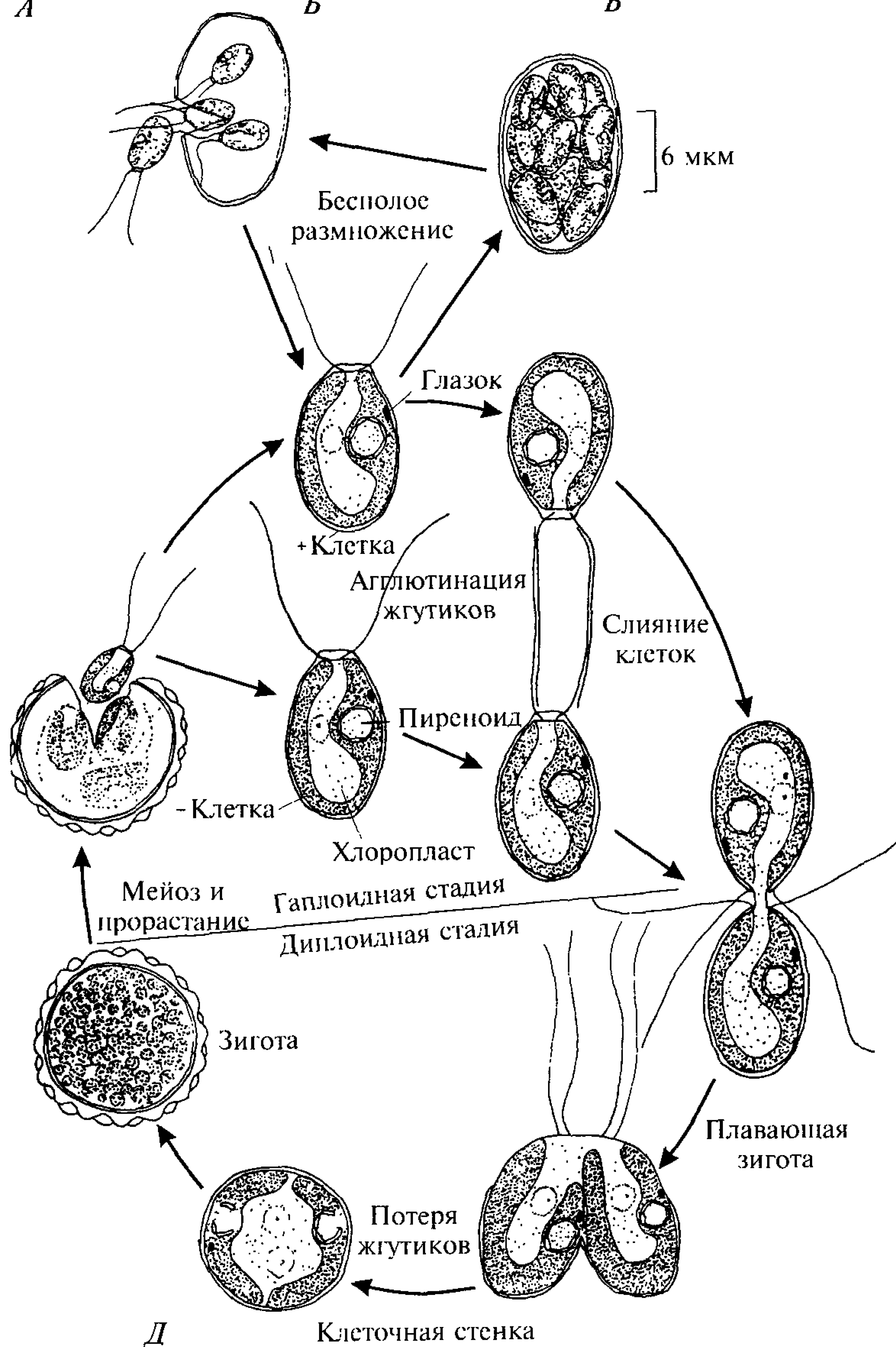
Род хламидомонада — Chlamydomonas представлен одноклеточными организмами, которые активно передвигаются в воде с помощью двух одинаковых жгутиков, расположенных на переднем конце клетки. Жгутики покрыты тонкими волосками, состоящими из цепочек эллипсоидальных гликопротеиновых субъединиц. *Chlamydomonas* имеет овальную или каплевидную форму, одета клеточной стенкой (рис. 362). Ее клеточная стенка необычна для линии зеленых водорослей, она не содержит целлюлозу и состоит из фибриллярных гликопротеинов. Белковая фракция клеточной стенки богата гидроксипролином, к которому присоединены олигосахариды, в основном галактоза, арабиноза, манноза и глюкоза. В цитоплазме находятся одно ядро, 2 (ряд видов имеет 4 и больше) сократительные вакуоли и крупный чашевидный хлоропласт, в передней части которого расположен глазок, а в нижней утолщенной части — пиреноид. В хлоропласте откладывается запасное вещество — крахмал. Все

——→

Рис. 362. *Chlamydomonas*. Деление протопласта и жизненный цикл:

А—*Г* — полузакрытый митоз с исчезающим телофазным веретеном, цитокинез за счет образования борозды деления и фикопласта (стрелками показан поворот на 90° делящейся клетки) (C.Hoek van den et al., 1995); *Д* — жизненный цикл *Chlamydomonas* (R.E.Lee, 1999); *1* — хлоропласт; *2* — аппарат Гольджи; *3* — пара базальных тел; *4* — плазмалемма; *5* — эндоплазматическая сеть; *6* — оболочка ядра; *7* — ядро; *8* — пиреноид; *9* — клеточная стенка; *10* — межполюсная микротрубочка; *11* — хромосомная микротрубочка; *12* — кинетохор; *13* — борозда деления; *14* — микротрубочка фикопласта


9
1
2
3
8
7
6
5
4
А
5
12
11
10
Б
13
13
14
В
13
6
3
13
Г


6 мкм
Бесполое размножение
Глазок
+Клетка
Агглютинация жгутиков
Слияние клеток
Пиреноид
- Клетка
Хлоропласт
Мейоз и прорастание
Гаплоидная стадия
Диплоидная стадия
Зигота
Плавающая зигота
Потеря жгутиков
Клеточная стенка
Д

Chlamydomonas — автотрофы, но среди них есть как облигатные автотрофы, так и миксотрофы. Они могут утилизировать ацетат, но не глюкозу, как источник растворимого органического углерода.

Водоросль размножается бесполым и половым путем. При бесполом размножении в клетке образуются 2—4—8—16 двужгутиковых зооспор, каждая из которых по своему строению похожа на маленькую хламидомонаду (рис. 362, *Д*). Митоз полузакрытый, на полюсах образуются полярные отверстия в оболочке ядра, через которые проходят микротрубочки веретена. Деление протопласта осуществляется с помощью фикопласта и впячивания плазмалеммы (рис. 362, *А*—*Г*). Базальные тела жгутиков служат центрами организации микротрубочек. Зооспоры выходят из оболочки материнской клетки и в воде дорастают до взрослой особи.

При половом размножении под оболочкой материнской клетки формируются гаметы, которые выходят в воду. Половой процесс (изо-, гетеро- или оогамный) наступает при лимите азота. Есть виды гомоталличные, есть гетероталличные. На клеточной мембране гамет формируются специальные структуры на переднем конце клетки и специальные агглютины (линейные молекулы гликопротеинов) на поверхности жгутиков. С помощью жгутиков гаметы объединяются в пары (см. рис. 362), протопласты сливаются через образование оплодотворяющей трубки, вырастающей от переднего конца между жгутиками у одной из сливающихся гамет. После слияния образуется зигота. Она покрывается толстой оболочкой и переходит в состояние покоя (гипнозигота). В состав ее оболочки может входить спорополленин. Весной при ее прорастании происходит мейотическое деление ядра, и образуются 4—8 молодых гаплоидных особей. Таким образом, в жизненном цикле *Chlamydomonas* диплоидной стадией является только зигота.

При определенных условиях *Chlamydomonas* может втягивать жгутики и формировать пальмеллоидную стадию. На этой стадии клетки теряют подвижность, погружены в слизь, в которой, как и в клеточной стенке, много гидроксипролина и сахаров. В таком состоянии они могут делиться. При попадании в воду такие клетки быстро образуют жгутики.

Chlamydomonas обитает в различных пресных водоемах (лужах, прудах, реках), в почве, и известны также наземные местообитания. Ряд представителей встречается на снегу и льду.

Род насчитывает около 500 видов, полифилетичный, требует пересмотра, переноса и переописания ряда представителей.

Род гониум — Gonium формирует плоские колонии из 4, 8, 16 и 32 двужгутиковых клеток, похожих на хламидомонады (рис. 363, *А*). Колония окружена снаружи бесцветной слизью. При плавании колония вращается. Все ее вегетативные клетки способны формировать дочернии ценобии при бесполом размножении. При половом процессе колония распадается на отдельные клетки, которые функционируют как гаметы. Зигота прорастает с образованием 4-клеточной колонии; первое деление ядра зиготы — редукционное. Встречается в стоячих водах с жесткой водой и высоким содержанием соединений азота.

Род пандорина — Pandorina формирует округлые колонии, состоящие из 16—32 двужгутиковых клеток. Клетки, похожие на хламидомонаду, погружены в общую слизь. Они лежат очень тесно, давят друг на друга, поэтому при-

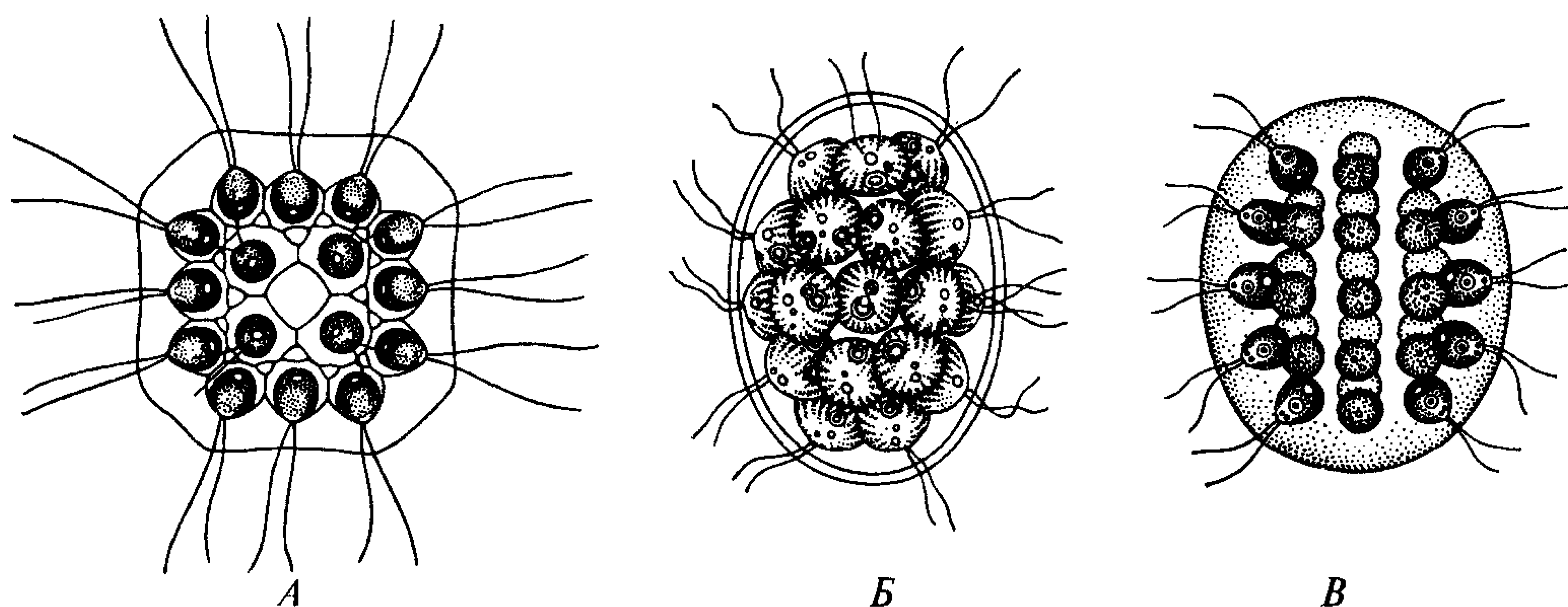


Рис. 363. Внешний вид ценобиев (W. Braune et al., 1974):
А — Gonium; Б — Pandorina; В — Eudorina

нимают граненую форму с выпуклой наружной поверхностью (рис. 363, *Б*). Общая полость колонии очень мала. Колонии плавают, вращаясь. Клетки имеют глазки, более крупные на переднем конце колонии. Все клетки способны формировать дочерние ценобии. Половое размножение осуществляется после распада колонии на отдельные клетки, которые функционируют как гаметы. *Pandorina* может переходить в пальмеллоидное состояние.

Род эвдорина — Eudorina имеет эллиптические ценобии, в которых клетки (16—64) лежат более свободно по периферии колонии и собраны в несколько параллельных колец (рис. 363, *В*). Клетки на переднем конце ценобия могут быть крупнее и с более крупными глазками. Центр ценобия занят слизью. При гетерогамном половом процессе имеются женские и мужские ценобии. Клетки женского ценобия становятся женскими гаметами, в то время как клетки мужского ценобия претерпевают ряд делений, в результате чего формируются пакеты соединенных вместе мелких мужских гамет. Эти пакеты плавают в воде, пока не встретят женские гаметы, только после этого они разъединяются на отдельные клетки. При прорастании зиготы происходит мейоз. Встречается в планктоне пресных водоемов. Род полифилетичный, и в последние годы его объем пересматривается.

Род вольвокс — Volvox имеет крупные, свободноплавающие ценобии, состоящие из большого числа клеток (от 500 до нескольких тысяч) подобных *Chlamydomonas*, которые расположены по периферии слизистого чехла. Наружный слой слизи отличается по химической природе от внутренней слизи и содержит вещества, близкие к гликопротеинам, входящим в состав клеточной стенки *Chlamydomonas*.

Бесполое размножение встречается за счет деления специальных клеток — гонидий. При делении сначала формируется пластинка, затем она загибается, формируя полую незамкнутую сферу. Передние концы клеток направлены внутрь сферы. Когда она достигает определенных размеров, сфера выворачивается и замыкается (рис. 364). Освобождение дочерних ценобиев происходит за счет разрушения материнского ценобия.

При определенных условиях может наступить половой процесс (см. рис. 364). Мужские колонии продуцируют феромон, который вызывает формирование

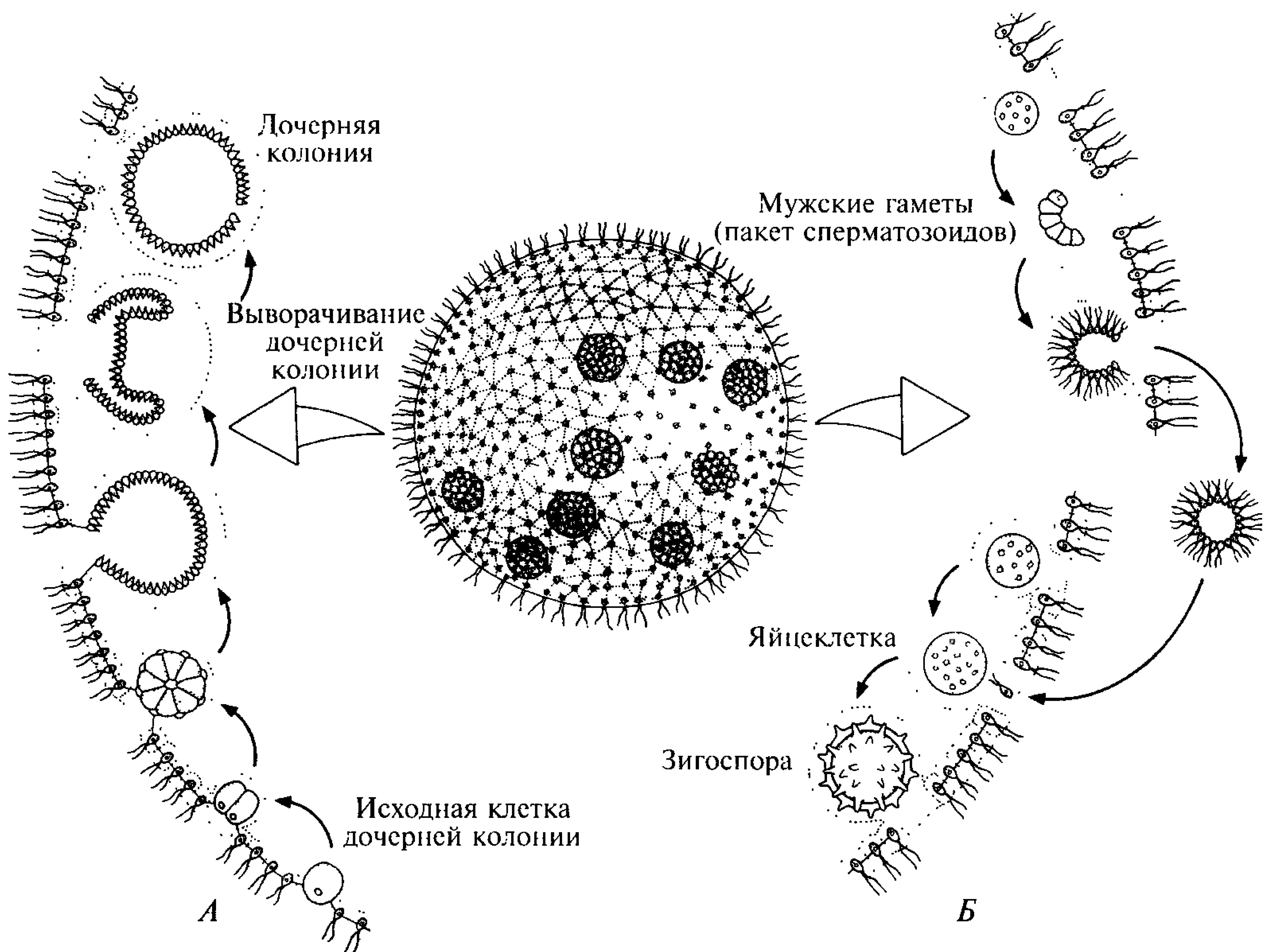


Рис. 364. Жизненный цикл *Volvox* (G. R. South, A. Whittick, 1987, с дополнениями):
А — бесполое размножение путем образования дочерних колоний; *Б* — половое размножение

женских колоний. Сперматозоиды освобождаются, соединенные в пластинку, расплываются, находят женскую колонию и сливаются с яйцеклеткой. Зигота прорастает после периода покоя. Первое деление мейотическое.

Род полифилетичный, объем рода пересматривается в последние годы.

Род тетраспора — Tetraspora (рис. 365, *А*) представлен мешковидными, нередко бесформенными, слизистыми, видимыми невооруженным глазом колониями, прикрепленными к субстрату. Клетки часто сгруппированы по 2—4. Каждая клетка имеет единственный чашевидный хлоропласт с пиреноидом, сократительные вакуоли и две псевдоцилии, внутри которых только девять дуплетов микотрубочек и отсутствует центральная пара микротрубочек. Каждая клетка колонии может превратиться в зооспору с двумя настоящими жгутиками. Зооспоры выходят из слизи, некоторое время плавают, затем прорастают, образуя новые колонии. Известен изогамный половой процесс.

Род гематококк — Haematococcus (рис. 365, *Б*) имеет вид двужгутиковых клеток с сильным ослизнением внутренних слоев стенки, протопласт которых формирует цитоплазматические отростки, связывающие его с наружным слоем оболочки. Хлоропласт чашевидный, с двумя или несколькими пиреноидами. Имеются глазок и пульсирующие вакуоли. *Haematococcus* легко перехо-

дит в пальмеллоидное состояние, образуя цисты. Они окрашены в красный цвет за счет накопления пигмента астаксантина (3,3′-дикето-4,4′-дигидрокси-β-каротин). Астаксантин имеет коммерческое значение как пищевой краситель. Полагают, что каротиноиды позволяют защитить клетку от воздействия высокой интенсивности света, УФ-радиации, от свободных радикалов кислорода, возникающих в процессе фотосинтеза. Цисты *Haematococcus* способны выносить высушивание водоемов и переноситься ветром, прорастая в благоприятных условиях. При прорастании цист формируются зооспоры, которые выходят через разрыв оболочки цисты. Сначала зооспоры окрашены в красный цвет, но постепенно астаксантин исчезает, но красная окраска остается в центре клетки. При длительном культивировании *Haematococcus* удается получить чисто зеленые особи.

Род дуналиелла — Dunaliella (рис. 365, *В*) — водоросль, по внешнему виду похожая на *Chlamydomonas*, но у нее отсутствуют сократительные вакуоли и клеточная стенка. Обитает *Dunaliella* в солёных водах. Для выживания в таких условиях она использует глицерин, образующийся при фотосинтезе. Высокое содержание β-каротина также способствует обитанию этой водоросли в условиях с повышенными солёностью и облучением. Размножается *Dunaliella* вегетативным (продольным делением клетки пополам) и половым (хологамия) способами, в неблагоприятных условиях формирует толстостенные цисты.

Dunaliella используют для промышленного получения глицерина и β-каротина.

Род диктиосфериум — Dictyosphaerium (рис. 365, *Г*) — ценобиальная водоросль, клетки которой обычно по четыре погружены в общую слизь. От центра колонии к концам клеток радиально отходят нитевидные структуры, которые происходят из материала клеточной стенки родительской клетки. При образовании автоспор (обычно четырех) клеточная стенка родительской клетки не расплывается, а разрывается на четыре лопасти, к концам которых

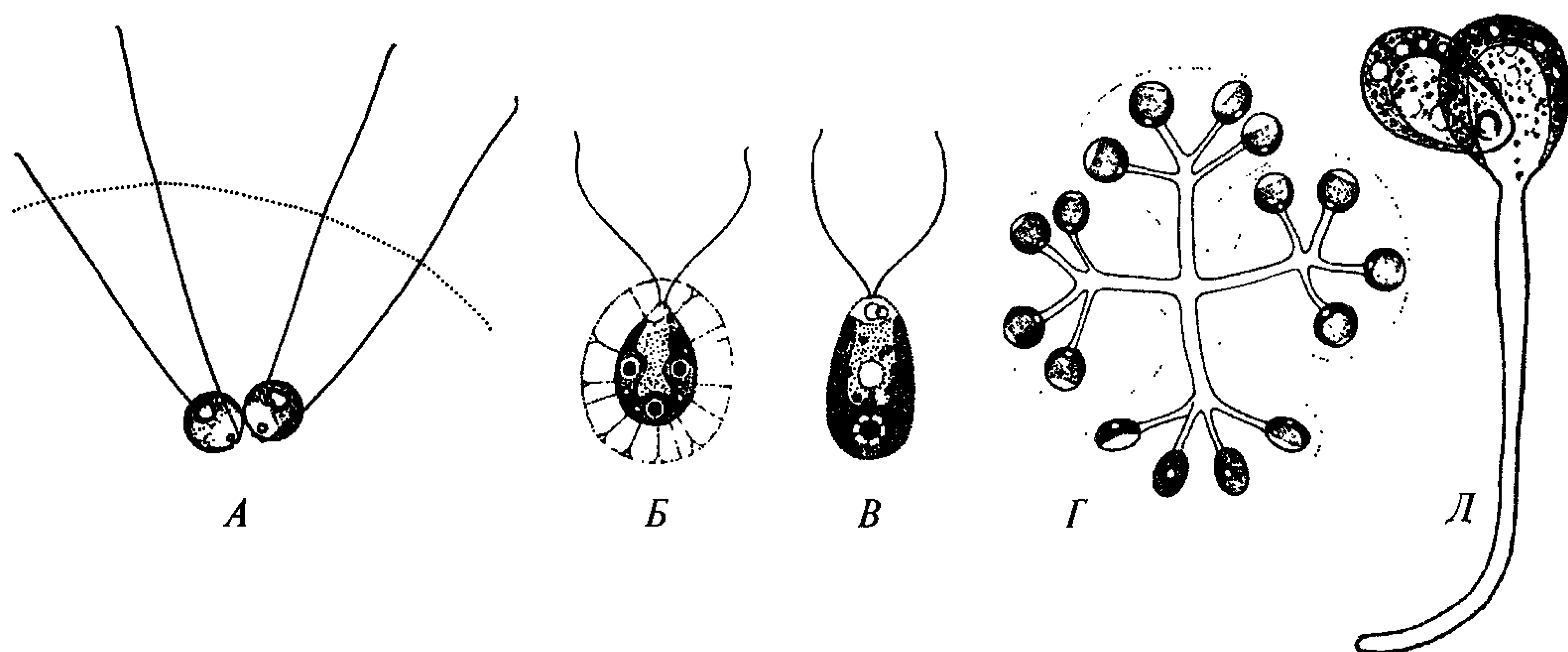


Рис. 365. Порядок Chlamydomonadales (W. Braune et al., 1974; B. Fott, 1956):
А — Tetraspora; *Б — Haematococcus*; *В — Dunaliella*; *Г — Dictyosphaerium*; *Д — Protosiphon*

прикрепляются автоспоры. Лопасти впоследствии скручиваются в нити. Достигнув размеров материнской клетки, автоспоры также формируют новые автоспоры. Клетки имеют овальную или округлую форму с одним или двумя хлоропластами. Для одного вида показано половое размножение, половой процесс — примитивная оогамия. В оогонии формируются две яйцеклетки, оплодотворение происходит во внешней среде после выхода яйцеклеток из оогония.

Представители рода могут доминировать в планктоне пресных водоемов поздней весной или ранним летом.

Род протосифон — Protosiphon (рис. 365, *Д*) встречается повсеместно на сырой земле. Многоядерная клетка шаровидная, несет в постеночном слое цитоплазмы сетчато-продырявленный хлоропласт со многими пиреноидами. Клетка переходит в трубковидный, бесцветный неразветвленный ризоид. Сифональный таллом *Protosiphon* достигает 1 мм в длину. При неблагоприятных условиях формирует окрашенные в оранжевый цвет цисты. Бесполое размножение осуществляется с помощью двужгутиковых голых зооспор, половое размножение — изогамное.

Порядок хетофоровые — Chaetophorales

Порядок включает представителей с нитчатым и разнонитчатым типами дифференциации таллома. Цитокинез идет с образованием пластинки, развивающейся от центра к периферии за счет слияния везикул, производных аппарата Гольджи. В клеточной стенке присутствуют плазмодесмы. Зооспоры четырехжгутиковые. Представители порядка образуют монофилетичную группу, но с неясными связями с другими хлорофициевыми водорослями.

Одно время в системе хлорофициевых большинство представителей с нитчатым талломом помещали в порядок Ulotrichales, а разнонитчатых — в порядок Chaetophorales. Однако ультраструктурные и молекулярные особенности выявили несостоятельность такого разделения. Неветвящиеся нитчатые *Ulothrix* вынесены в ульвофициевые, *Klebsormidium* перенесены в харофиты. Не ясно пока положение невтвящихся нитчатых *Microspora*, *Geminella*, *Cylindrocapsa*. Ветвящийся *Microthamnion* помещен в требуксиофициевые, а представители трентеполиевых и *Ulvella* перенесены в ульвофициевые, в то время как колеохетовые отнесены к харофитам, *Congrosira* оказалась ближе к группе дуналлиеловых хлорофитов.

Род хетофора — Chaetophora (рис. 366, *А*, *Б*) имеет талломы слизистые, шаровидные, полушаровидные, лопастные. Вертикальные нити ветвятся симподиально или моноподиально, однако из-за быстрого роста молодых боковых ветвей и перемещения их к вершине материнской клетки создается впечатление дихотомии. Клетки цилиндрические, имеют париетальный хроматофор с одним или несколькими пиреноидами. Нити заканчиваются бесцветными многоклеточными волосками. Бесполое размножение четырехжгутиковыми зооспорами, апланоспорами, гипноспорами. Споры возникают в конечных клетках ветвей. Половое размножение — двужгутиковыми гаметами. Встречается как эпифит в стоячих и проточных пресных, преимущественно чистых водах.



Рис. 366. Хетофоровые (Н.О. Машкова, 1979):

А, *Б* — *Chaetophora* (*А* — внешний вид колонии, *Б* — фрагмент таллома); *В* — *Stigeoclonium* (фрагмент таллома); *Г* — *Draparnaldia* (фрагмент таллома)

Род стигеоклониум — Stigeoclonium (рис. 366, *В*) имеет гетеротрихальное слоевище, состоящее из горизонтальной части, сформированной из ползучих по субстрату и ветвящихся нитей, и вертикальной части, состоящей из прямостоячих разветвленных или простых нитей. Обе части окружены тонкой слизью, видимой только при окрашивании. Боковые ветви очередные либо собраны в мутовки. Ветви всех порядков оканчиваются одноклеточными или многоклеточными волосками, реже волоски отсутствуют. Клетки содержат кольцевой хлоропласт с одним или несколькими пиреноидами. Зооспоры двух- и четырехжгутиковые, известны апланоспоры. Половой процесс изогамный, изучен недостаточно. Встречается в обрастаниях в пресных и солоноватых водах, преимущественно проточных.

Род драпарнальдия — Draparnaldia (рис. 366, *Г*) имеет слоевище в виде кустиков высотой до 10 см. Нити, ветвящиеся с обособленной главной осью, прикрепляются к субстрату базальной клеткой или разветвленными ризоидами. Клетки главной оси крупные, бочонкообразные с кольцевым сильно изрезанным хлоропластом. Боковые ветви без или с выраженной средней осью. Конечные клетки заостренные или переходят в бесцветный волосок. Бесполое размножение — четырехжгутиковыми макро- и микрозооспорами, апланоспорами, формирующимися в клетках боковых ветвей. Встре-

чается в обрастаниях преимущественно в холодных проточных, реже стоячих водах.

Порядок эдогониевые — Oedogoniales

Порядок включает 3 рода (около 600 видов) ветвящихся и неветвящихся нитчатых водорослей, у которых деление клеток идет с образованием колпачков. Характерно наличие стефаноконтных жгутиковых стадий (зооспоры, андроспоры, сперматозоиды) и у некоторых видов карликового мужского гаметофита — наннандрия. На основании анализа данных последовательности гена, кодирующего SSU rDNA, подтверждена монофилия порядка, однако не очень понятны его связи с другими порядками хлорофициевых водорослей.

Род эдогониум — Oedogonium — пресноводная водоросль, широко распространенная по планете. Таллом имеет вид неветвящихся нитей, в молодом возрасте прикрепленных к субстрату, позднее — часто свободноплавающих. Клетки нитей цилиндрические, иногда вздутые. Большая часть клетки занята вакуолью с клеточным соком. В постенной цитоплазме содержатся одно крупное ядро, хорошо заметное без специальной покраски, и сетчатый хлоропласт с многочисленными пиреноидами.

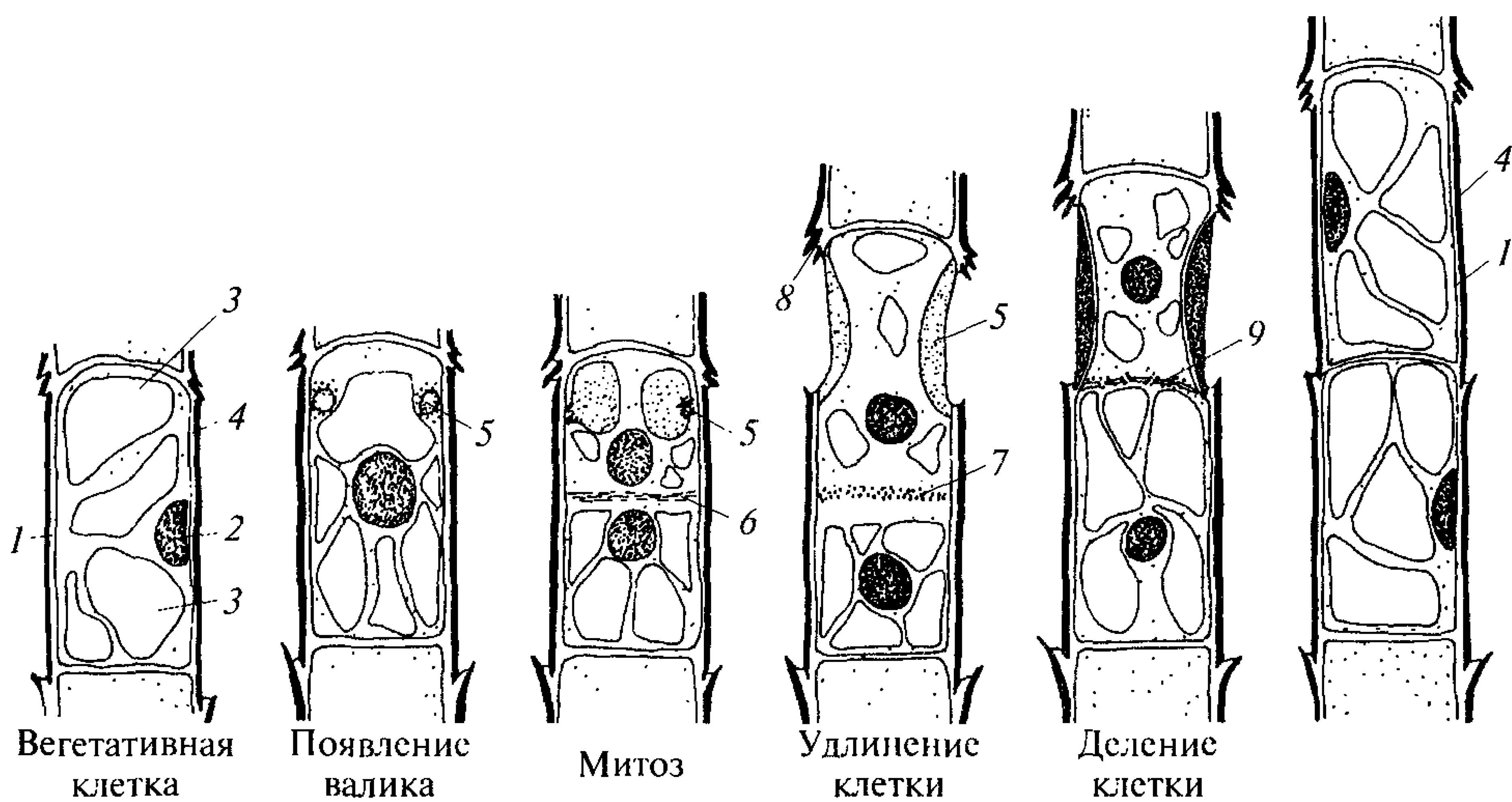
Одни клетки нити делятся с образованием колпачков (рис. 367, *А*), другие не делятся. При делении клеток в их верхней части на внутреннем слое клеточной стенки образуется кольцевидное утолщение — валик, который вдается в полость клетки. Материал для валика синтезируется в цитоплазме. Ядро в клетке митотически делится, во время поздней телофазы начинает формироваться поперечная перегородка по типу фикопласта. Увеличиваясь, валик вызывает сильное натяжение в клеточной стенке и последняя разрывается кольцевой трещиной, а сам валик растягивается в длину, образуя новый цилиндрический участок оболочки дочерней клетки. Во время удлинения дочерней клетки новая поперечная перегородка двигается вверх за ядром. На уровне разрыва старой материнской клетки окончательно формируется поперечная перегородка. Часть старой оболочки материнской клетки выше кольца разрыва образует колпачок. Клетки с колпачками обычно вновь делятся, и, таким образом, на одной клетке может быть столько колпачков, сколько раз делилась клетка.

Вегетативное размножение у *Oedogonium* осуществляется за счет фрагментации нитей, бесполое размножение — с помощью стефаноконтных (жгутики

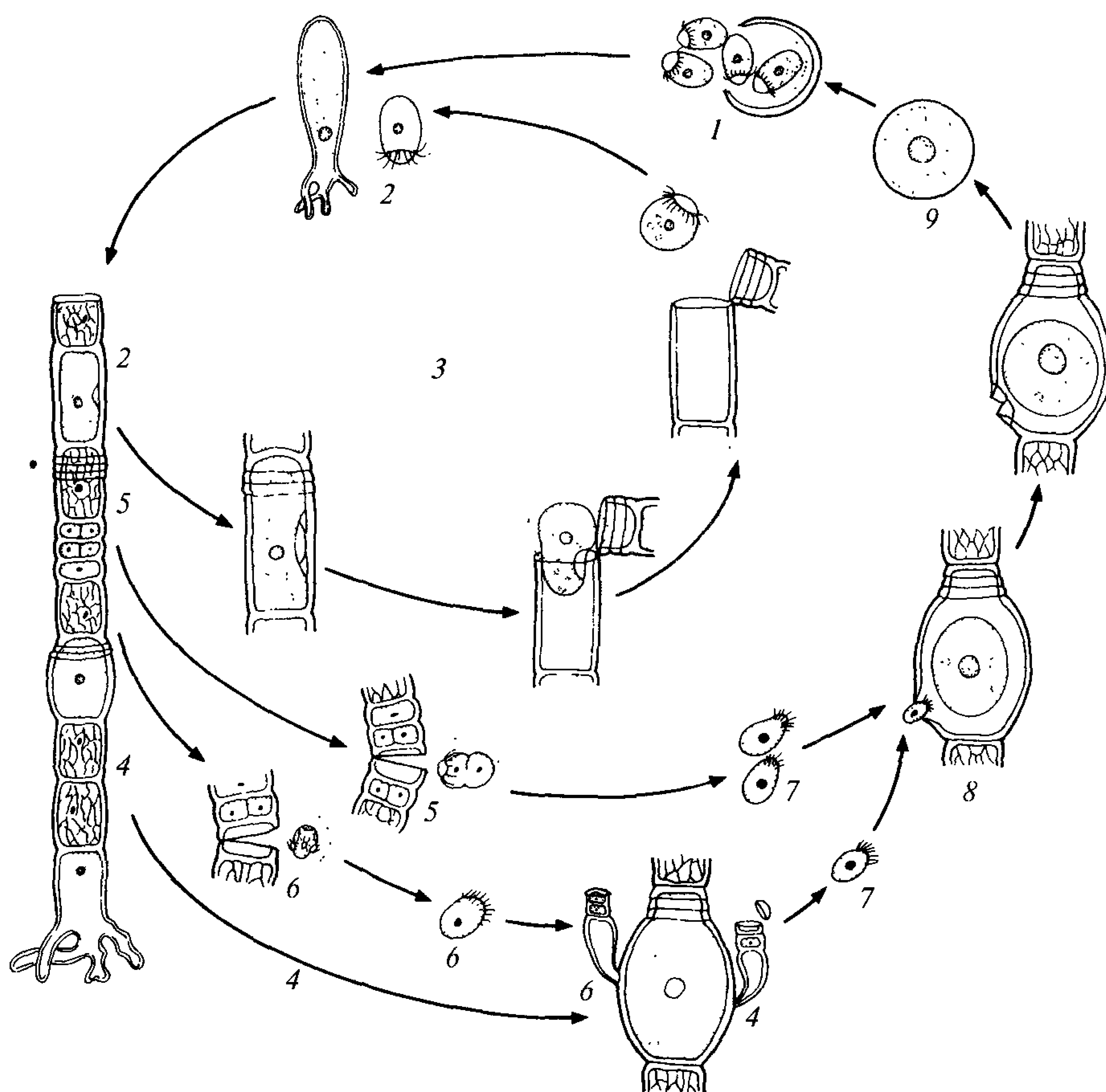
→

Рис. 367. *Oedogonium*:

А — деление клетки (R. E. Lee, 1999): *1* — клеточная стенка; *2* — ядро; *3* — вакуоль; *4* — кутикула; *5* — валик; *6* — микротрубочки; *7* — везикулы; *8* — колпачок; *9* — поперечная перегородка. *Б* — жизненный цикл (G. R. South, A. Whittick, 1987): *1* — прорастание зиготы (мейотическое) и выход стефаноконтных зооспор; *2* — развитие нити; *3* — бесполое размножение зооспорами; *4* — развитие оогония; *5* — сперматогенез у макрандрового вида; *6* — наннандровый вид, андроспоры оседают на оогоний и развиваются в карликовые мужские особи; *7* — сперматозоид; *8* — яйцеклетка и сперматозоид, проникающий через стенку оогония; *9* — развитие и высвобождение зиготы


3
4
1
2
3
5
5
6
8
5
7
9
4
1
Вегетативная клетка
Появление валика
Митоз
Удлинение клетки
Деление клетки

А


1
2
9
3
2
5
4
5
7
8
6
6
7
4
6
4

Б

расположены венцом вокруг переднего бесцветного конца клетки) зооспор (рис. 367, *Б*). Зооспоры могут иметь около 120 жгутиков, соединенных в клетке фиброзным кольцом. Все содержимое клетки зооспорангия идет на образование одной крупной окрашенной в зеленый цвет зооспоры. Перед выходом зооспоры стенка зооспорангия разрывается около верхнего конца, обе ее части расходятся, и зооспора медленно выползает, одетая слизистым пузырем, вскоре исчезающим. После периода плавания, который длится около часа, зооспора садится передним концом на субстрат, втягивает жгутики, одевается оболочкой и прорастает в новую нить, причем ее первое деление идет с образованием колпачка. При определенных условиях бесполое размножение осуществляется с помощью апланоспор.

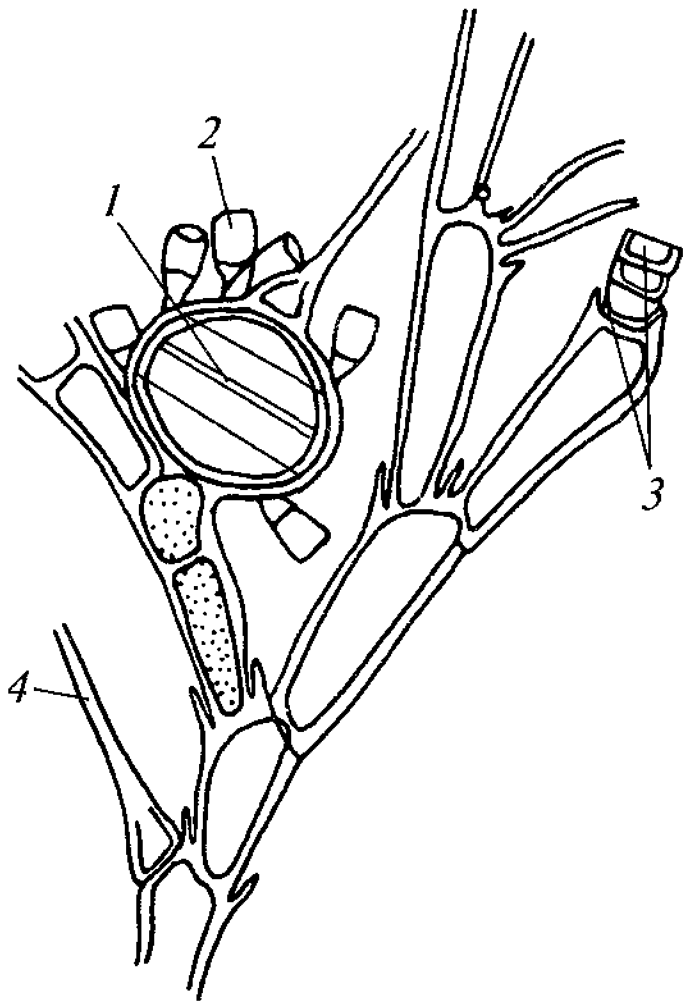


Рис. 368. Часть таллома *Bulbochaete*: *1* — оогоний; *2* — наннандрий; *3* — андроспорангий; *4* — щетинка

Половое размножение *Oedogonium* оогамное. Оогонии имеют вид крупных шаровидных или эллипсоидных вздутых клеток, в которых формируется по одной яйцеклетке (см. рис. 367, *Б*). Оогонии располагаются по одному или собраны в цепочки. Антеридии представлены короткими дисковидными клетками, в каждом антеридии формируется, как правило, по два стефаноконтных сперматозоида, у которых редуцированы хлоропласты. Сперматозоид несет венчик из 30 жгутиков. У *Oedogonium* есть однодомные и двудомные (макрандриевые и наннандриевые) виды. У однодомных видов антеридии и оогонии формируются на одной нити, у двудомных — на разных. Среди двудомных видов есть представители, у которых развиваются карликовые гаметофиты — наннандрии. Они формируются из специальных *андроспор*, которые похожи на сперматозоиды, но у них присутствуют хлоропласты. Андроспоры образуются по одной в андроспорангиях, которые располагаются или на тех же нитях, что и оогонии, или на отдельных нитях. Андроспоры привлекаются феромоном цирцеином, оседают на оогоний или соседние с ним клетки и прорастают в двух-трехлеточный гаметофит, верхние клетки которого функционируют как антеридии (см. рис. 367, *Б*).

В стенке зрелого оогония образуется отверстие или трещина, через которые проникает сперматозоид. После оплодотворения формируется толстостенная ооспора, которая после периода покоя прорастает четырьмя гаплоидными зооспорами (перед их образованием диплоидное ядро ооспоры мейотически делится). Каждая зооспора садится на субстрат и дает новую нить *Oedogonium*.

Род бульбохете — Bulbochaete (рис. 368) — широко распространенные пресноводные ветвящиеся нитчатые водоросли, клетки которых несут длинный бесцветный одноклеточный волосок со вздутым основанием. Клетки делятся лишь один раз, и при этом образуется лишь один колпачок. Встречаются одно- и двудомные представители.

Отдел харофитовые (харофиты) — Charophyta

Харофиты — линия пресноводных зеленых водорослей, приведшая к высшим растениям. Для них характерны: ассиметричное расположение жгутиковых корешков; наличие многослойной структуры (рис. 369); на жгутиках могут присутствовать органические чешуйки; митоз открытый (с центриолями или без), телофазное веретено остается; цитокинез происходит с образованием борозды деления и клеточной пластинки с фрагмопластом; плазмодесмы присутствуют у харовых и колеохетовых; клеточная стенка содержит целлюлозу, которая синтезируется розеточным мембранным комплексом, близким к таковому у высших растений; в пероксисомах содержатся гликолатоксидаза и каталаза. Жизненный цикл гаплобионтный с зиготической редукцией. Встречаются преимущественно в пресных водах.

Харофитовые — группа, давшая предков для высших растений, которые появились около 470 млн лет назад. Этот вывод был сделан на основании

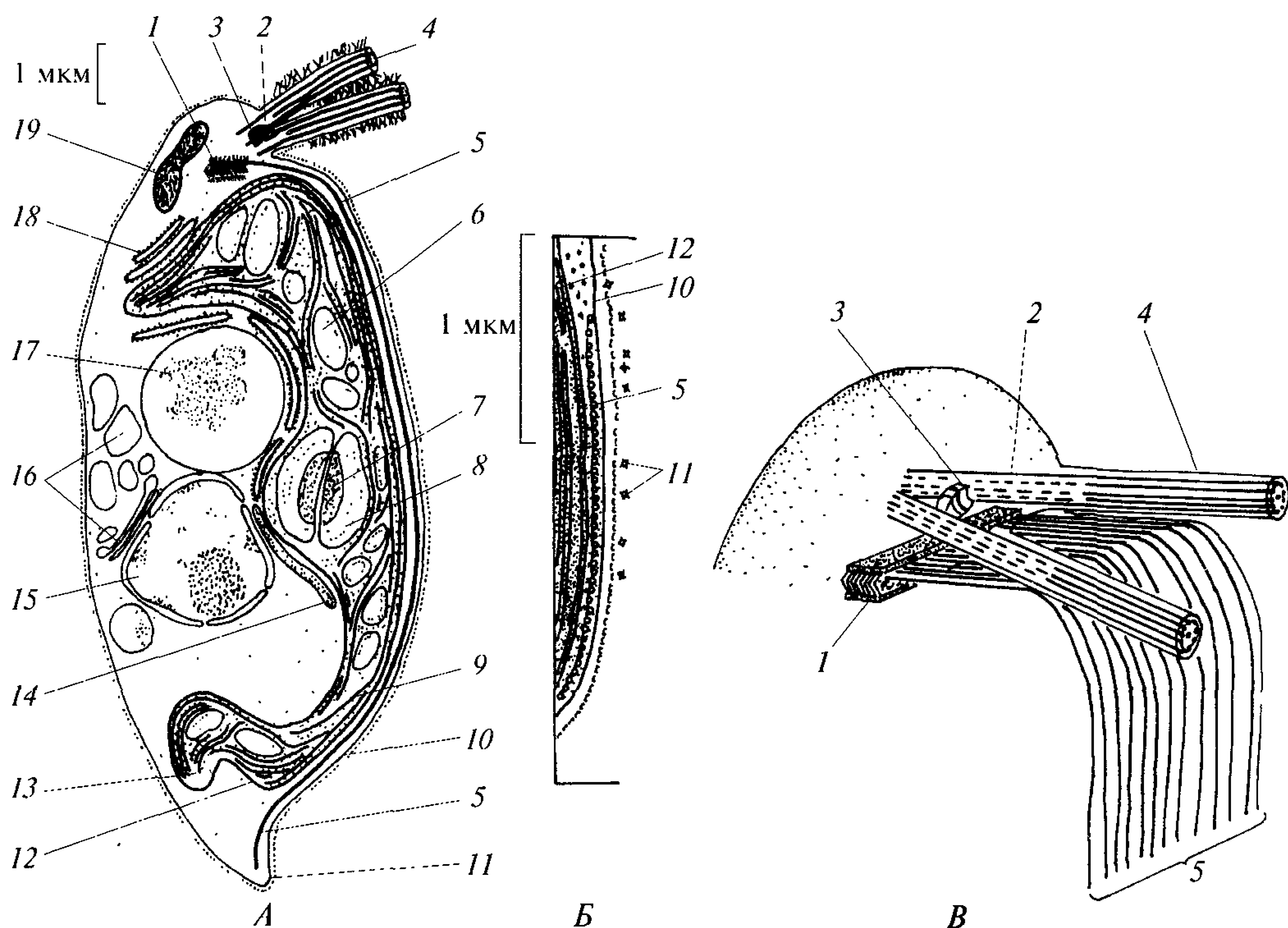


Рис. 369. Строение зооспоры *Chaetosphaeridium* (C. Hock van den et al., 1995):

А — продольный разрез; *Б* — поперечный срез; *В* — трехмерное изображение верхушки клетки; *1* — многослойная структура; *2* — базальное тело; *3* — поперечно исчерченное фибриллярное соединение базальных тел; *4* — жгутик; *5* — лента микротрубочек жгутикового аппарата; *6* — крахмальное зерно; *7* — пиреноид; *8* — крахмальное зерно, прижатое к пиреноиду; *9* — тилакоид; *10* — плазмалемма; *11* — слой чешуек; *12* — оболочка хлоропласта; *13* — хлоропласт; *14* — микротельце; *15* — ядро; *16* — аппарат Гольджи; *17* — вакуоль; *18* — эндоплазматическая сеть; *19* — митохондрия

ультраструктурных, биохимических и молекулярных доказательств. На родство указывают такие ультраструктурные особенности, как розеточный комплекс для синтеза целлюлозы клеточной стенки; многоклеточный таллом; фрагмопласт в цитокинезе; наличие плазмодесм, осуществляющих взаимодействие между клетками (эти плазмодесмы гомологичны с первичными плазмодесмами высших растений); наличие меристематических апикальных клеток у харовых и колеохетовых; сложно ветвящиеся талломы (веретено деление способно менять угол своего положения); способность образовывать ткани в отдельных участках таллома за счет деления клеток в нескольких направлениях (но в отличие от высших растений их образование не связано с апикальной меристемой); специализация клеток внутри многоклеточного таллома (наличие клеток узлов и междоузлий, бесцветных ризоидальных клеток у *Chara*, клеток со щетинками у *Coleochaete*) и др. Среди биохимических доказательств — использование в фотодыхании гликолатоксидазы, наличие специфического фермента, утилизирующего мочевину, — уреазы, и др. Филогенетический анализ, проведенный на сравнении нуклеотидных последовательностей различных рибосомальных, хлоропластных и ядерных генов, также устанавливает тесные связи харофитов с высшими растениями (см. рис. 336). Полагают, что харофиты должны быть отделены от других зеленых водорослей и помещены вместе с высшими растениями в группу Streptophyta.

Внутри группы харофитов ранее отделились от общей ветви *Mesostigma*, *Chlorokybus*, *Klebsormidium* и конъюгаты, а харовые и колеохетовые — позднее и более тесно связаны с эмбриофитами (см. рис. 336). У представителей первых четырех групп цитокинез осуществляется посредством образования борозды деления за счет впячивания мембраны (плезиоморфная особенность) в отличие от колеохетовых и харовых, у которых цитокинез происходит с помощью фрагмопласта. Также у представителей этих четырех групп отсутствуют плазмодесмы, и деление клеток не локализовано в апикальной меристематической области. Остается открытым вопрос о том, какие представители харофитов ближе всего к высшим растениям — колеохетовые или харовые. Молекулярно-генетический анализ, проведенный различными исследователями, дает противоречивые данные о предковой группе для высших растений.

Среди харофитов выделяют 6 классов: Mesostigmatophyceae, Chlorokybophyceae, Klebsormidiophyceae, Zygnematophyceae, Coleochaetophyceae и Charophyceae.

Класс мезостигмофициевые водоросли — Mesostigmatophyceae

Класс назван по роду *Mesostigma* (от лат. *meso* — середина, *stigma* — глазок), содержит единственный **порядок мезостигмовые — Mesostigmatales**.

Мезостигмовые — пресноводные монады, покрытые органическими чешуйками. Ранее их относили к празинофициевым зеленым водорослям, от которых они, однако, отличаются формой клетки, своеобразными чешуйками, строением корешковой системы жгутиков. У мезостигмовых имеется многослойная структура, схожая с таковой у харовых водорослей. И филогенетический анализ также указывает на связь между *Mesostigma* и харофитами (см.

Рис. 370. *Mesostigma* (слева — вид клетки сбоку) (L.E.Graham, L.W.Wilcox, 2000):

1 — хлоропласт; *2* — глазок; *3* — пиреноид; *4* жгутик

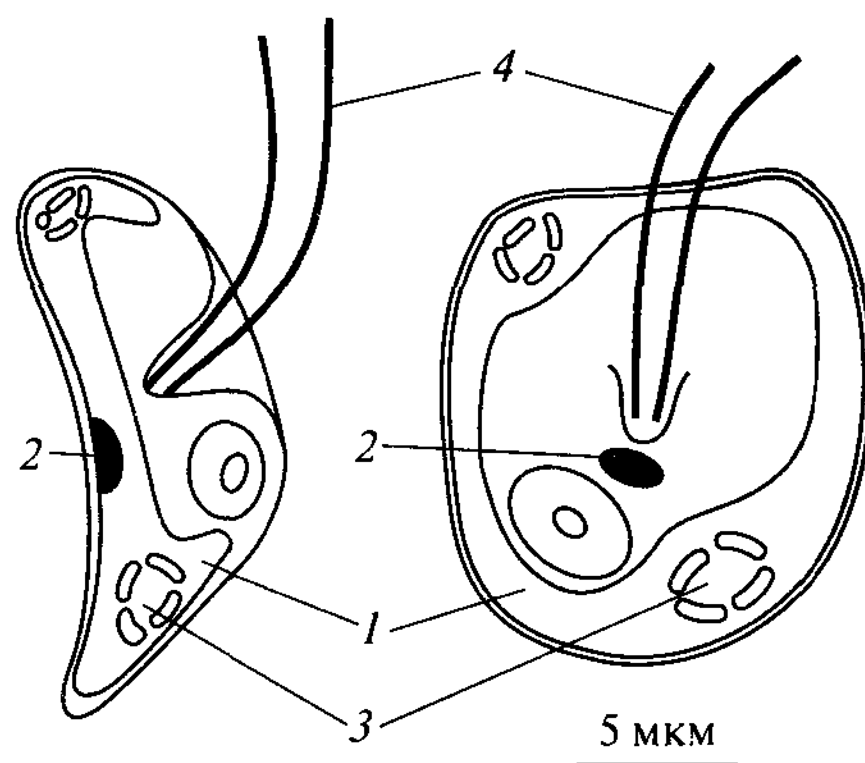


рис. 336). Однако относительно положения *Mesostigma* среди харофитов нет единого мнения. Ряд исследователей считают, что, возможно, мезостигмовые выделились от общего дерева Viridiplanta еще до разделения последних на Chlorophyta и Streptophyta.

Клетка *Mesostigma* имеет дисковидную форму. Жгутики выходят от впячивания, расположенного в центре клетки на плоской ее стороне (рис. 370). Базальные тела жгутиков связаны фибриллярными соединениями, как у других зеленых водорослей. От каждого базального тела отходит по одному корешку, состоящему из 5—7 микротрубочек. Проксимальная часть каждого корешка — многослойная структура. Таким образом, в клетке *Mesostigma* имеются две многослойные структуры.

Жгутики у *Mesostigma* покрыты многоугольными чешуйками. Похожие чешуйки встречаются на теле или жгутиках других харофитов. Поверх многоугольных чешуек на клетке *Mesostigma* располагаются еще крупные уплощенные, овальные чешуйки, и самый верхний слой состоит из корзиновидных чешуек. Чешуйки верхнего слоя не встречаются у других харофитовых и празинофициевых водорослей.

В клетке *Mesostigma* расположен единственный пластинчатый хлоропласт, утолщенный на конце и содержащий несколько пиреноидов. Пигменты близки к таковым у *Bryopsis*. Глазок состоит из двух или трех слоев глобул и лежит в хлоропласте. Это единственный случай нахождения глазка у харофитов. Крупная пероксисома располагается между хлоропластом и базальными телами жгутиков и связана с последними.

Размножение происходит простым делением клетки пополам.

Класс хлорокибофициевые водоросли — Chlorokybophyceae

Класс назван по роду *Chlorokybus* (от греч. *chloros* — зеленый, *kybos* — куб). Он содержит единственный **порядок хлорокибовые — Chlorokybales**.

Хлорокибовые — рано дивергировавшая группа в пределах харофитов, хлоропластный геном которой имеет высокую степень древних особенностей. По ряду особенностей они занимают промежуточное положение между мезостигмовыми и другими харофитовыми.

Порядок содержит один род *Chlorokybus*, сарциноидные талломы которого состоят из групп округлых или эллипсоидных клеток, покрытых толстым слоем слизи (рис. 371). В клетках расположены единственная пероксисома и единственный чашевидный хлоропласт, который имеет два различных пиреноида. Пероксисома, как и у *Mesostigma*, связана с базальными телами жгутиков, что отличает эти два порядка от других харофитов.

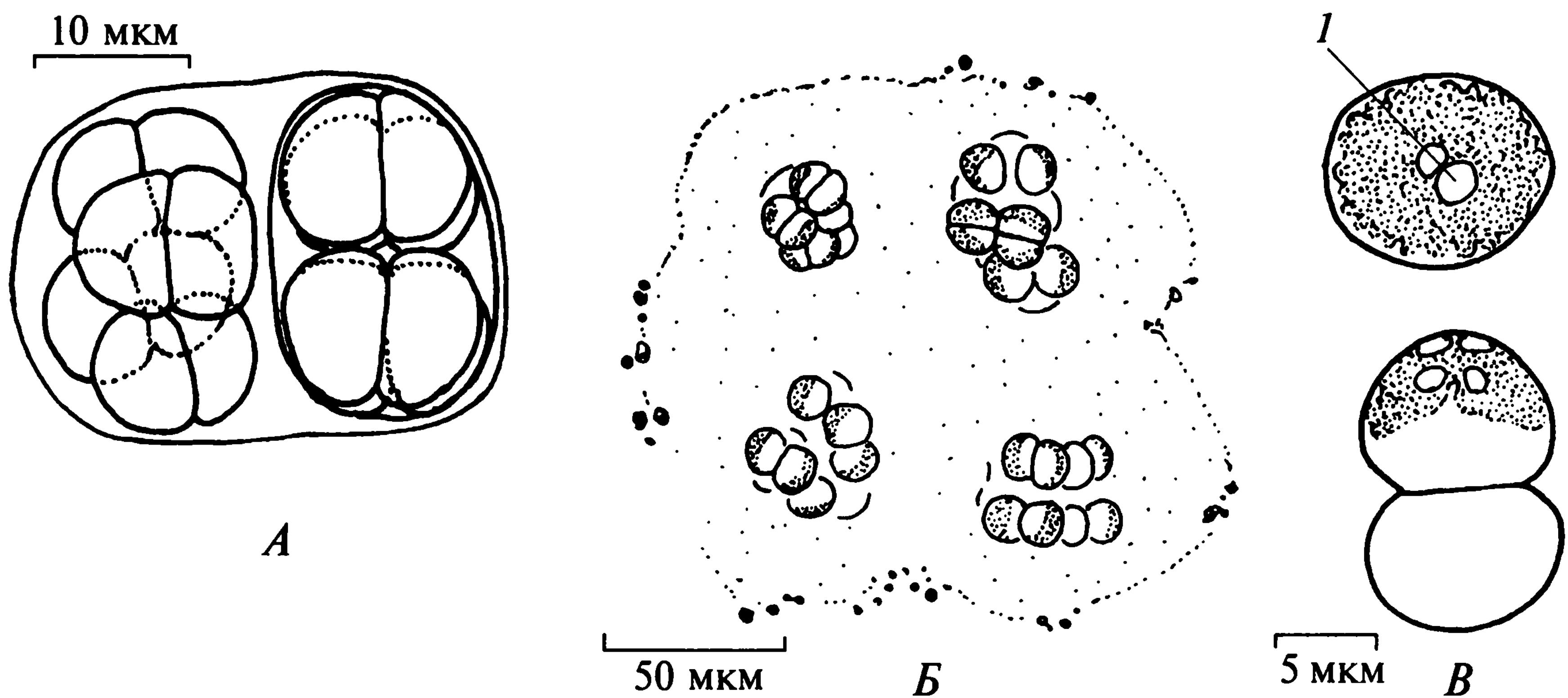


Рис. 371. *Chlorokybus atmophyticus* (C. Hoek van den et al., 1995):
А — сарциноидные пакеты клеток; *Б* — слизистая колония, содержащая пакеты клеток; *В* — отдельные клетки (*1* — пиреноид)

При бесполом размножениие *Chlorokybus* в клетках формируется по одной двужгутиковой зооспоре, которая освобождается после разрушения оболочки материнской клетки. Жгутики латеральные (это отличает харофитовых от других групп зеленых водорослей). Тело и жгутики зооспор покрыты плоскими чешуйками, похожими на чешуйки *Mesostigma*. Жгутики покрыты волосками, как у некоторых других харофитов (у *Mesostigma* волоски отсутствуют). Имеется единственная многослойная структура, связанная с корешком, который состоит из 10—11 микротрубочек. После периода плавания зооспоры округляются, втягивают жгутики и вырабатывают клеточную стенку под чешуйками.

Митоз *Chlorokybus* открытый, с центриолями. На ранних этапах центриоли появляются в плоскости будущего деления клетки. Затем они удваиваются и двигаются к полюсам, где будет формироваться веретено. От центриолей формируются астральные микротрубочки, что типично для многих эукариот, но не для растений. Веретено деления сохраняется до момента его разрушения впячивающейся мембраной. Половое размножение у *Chlorokybus* не известно.

Распространены хлорокибовые в пресных водах и наземных условиях.

Класс клебсормидиофициевые водоросли — Klebsormidiophyceae

Класс назван по типовому роду *Klebsormidium* (G. A. Klebs — немецкий альголог; от греч. *hormidion* — маленькая цепочка), содержит единственный **порядок клебсормидиевые — Klebsormidiales**.

Порядок включает неветвящиеся нитчатые формы, между клетками которых отсутствуют плазмодесмы. Клетки одноядерные с париетальным чашевидным (*Klebsormidium*) или спиральными (*Entransia*) хлоропластами. У последних хлоропласты с многочисленными пиреноидами. При бесполом размножении в клетках формируется по одной зооспоре с латеральными жгутиками. Корешковая система асимметричная, имеется многослойная структура. Зооспоры голые и освобождаются через пору в клеточной стенке. У них отсутствует глазок. Только тело зооспор покрыто чешуйками, на жгутиках отсутствуют

как чешуйки, так и волоски. Возможно, потеря волосков и чешуек произошла после выделения клебсормидиевых от общей линии эволюции харофитов.

Род клебсормидиум — *Klebsormidium* имеет таллом в виде неветвящихся неприкрепленных нитей, близких по внешнему виду к улотриксовым (рис. 372), к которым его ранее и относили. Нити легко распадаются на отдельные фрагменты, состоящие из одной или нескольких клеток. Хлоропласт пластинчатый, пристенный, с одним пиреноидом. В клетках по одной крупной пероксисоме, прижатой к хлоропласту, а не к базальным телам жгутиков, как у представителей двух предыдущих классов. Митоз открытый, с центриолями, которые расположены на полюсах веретена. Цитокинез идет за счет впячивания мембраны (рис. 372, *Д*). Размножение вегетативное, бесполое (двужгутиковыми зооспорами, апланоспорами), для одного вида показан половой процесс (гетерогамия).

Встречается *Klebsormidium* в пресных стоячих и проточных водах, в наземных местообитаниях (на коре деревьев, на почве, в почве).

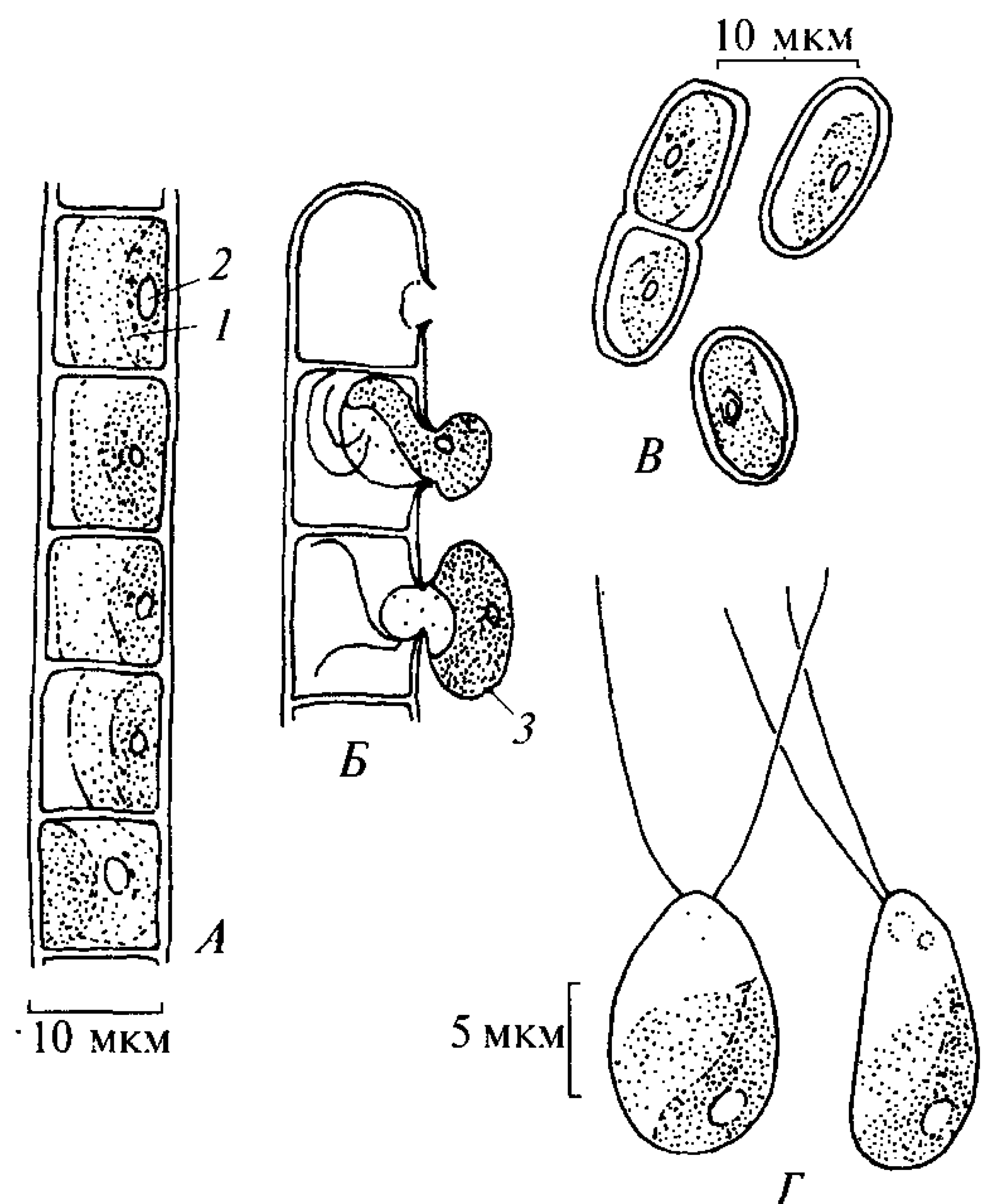
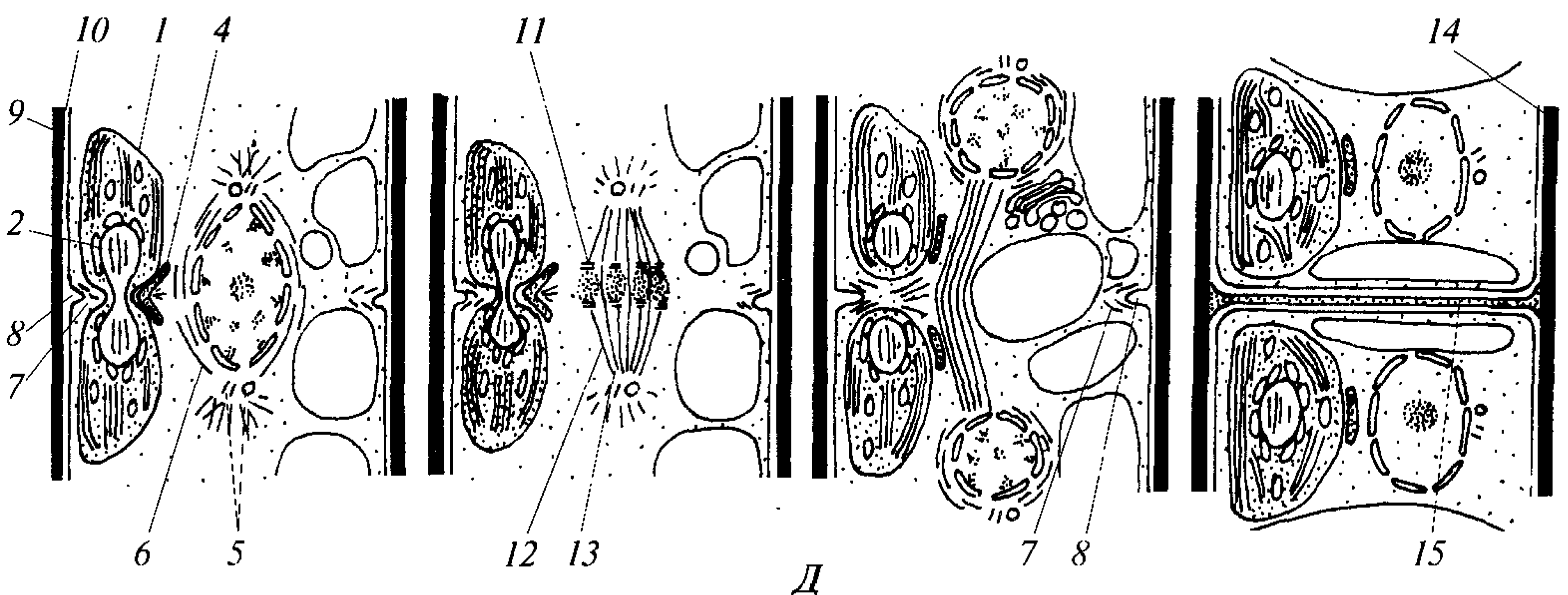


Рис. 372. *Klebsormidium* (C. Hoek van den et al., 1995):

А — внешний вид нити; *Б* — выход зооспор; *В* — фрагментация нити на отдельные клетки; *Г* — зооспоры, *Д* — митоз и цитокинез; *1* — хлоропласт; *2* — пиреноид; *3* — зооспора, освобождающаяся из клетки; *4* — микротельце; *5* — пара центриолей; *6* — перинуклеарные микротрубочки; *7* — микротрубочки вдоль направляющего конца борозды деления; *8* — борозда деления; *9* — клеточная стенка; *10* — плазмалемма; *11* — кинетохор; *12* — хромосомные микротрубочки; *13* — межполюсные микротрубочки; *14* — старая клеточная стенка; *15* — молодая клеточная стенка



Класс зигнемофициевые (конъюгаты) водоросли — Zygnematophyceae

Класс назван по роду *Zygnema* (от греч. *zygon* — коромысло, *nema* — нить), включает коккоидных и неветвящихся нитчатых пресноводных организмов. Митоз идет без центриолей, ядерная оболочка исчезает в анафазе. Цитокинез идет с образованием примитивного фрагмопласта, без плазмодесм и у многих видов — путем впячивания плазмалеммы. В жизненном цикле отсутствуют жгутиковые стадии. Половой процесс — конъюгация.

Конъюгаты уникальны среди зеленых водорослей, так как имеют *половой процесс — конъюгацию.* При конъюгации или протопласт одной из клеток через копуляционный канал переползает в другую клетку, где происходит слияние и образуется диплоидная зигота (рис. 373), или протопласты двух клеток могут двигаться навстречу друг другу, и тогда их слияние происходит в копуляционном канале. Образовавшаяся зигота покрывается оболочкой и превращается в покоящуюся стадию — зигоспору, при прорастании которой происходит мейоз. Если конъюгация происходит между клетками различных нитей, то такой тип называется лестничный. Если конъюгация происходит между соседними клетками одной и той же нити, то такая конъюгация называется боковой, при этом может расти копуляционный канал от одной клетки к другой, а может растворяться перегородка между двумя клетками.

Для конъюгат характерно вегетативное размножение, которое осуществляется у нитчатых форм за счет распада нити на отдельные фрагменты, у одноклеточных представителей — за счет деления клетки, у колониальных — фрагментами колоний. Десмидиевые иногда могут формировать толстостенные покоящиеся клетки, известные как акинеты, апланоспоры.

Клеточная стенка конъюгат трехслойная. Наружный слизистый слой состоит из комплекса полисахаридов, два внутренних слоя содержат микрофибриллярную целлюлозу. Микрофибриллы целлюлозы в среднем слое располагаются вдоль длинной оси клетки, а во внутреннем ориентированы перпендикулярно. Целлюлозные микрофибриллы синтезируются розеточным комплексом, состоящим из 6 частиц. На поверхности клеток, как и у ряда других харофитов и высших растений, может откладываться каллоза (β-1,3-глюкан), которая играет роль в начальных стадиях развития клеточной стенки.

Класс включает около 55 родов и 3 000—4 000 видов.

Порядок зигнемовые — Zygnematales

Порядок включает коккоидные и нитчатые формы с цельной клеточной оболочкой (не состоит из двух частей) без пор.

У представителей порядка встречаются три основных типа хлоропластов: спиральнозакрученные (*Spirogyra*, *Spirotaenia*); осевая пластинка (*Mougeotia*); два звездчатых хлоропласта (*Zygnema*). У *Mougeotia* положение хлоропласта зависит от освещенности. За движение хлоропласта отвечают актиновые микрофиламенты, прикрепленные к нему.

Род спирогира — Spirogyra (рис. 373, 374, *Б*) образует скопления зеленой тины в пресных водах. Ее неветвящиеся нити состоят из крупных цилиндрических клеток, покрытых целлюлозной оболочкой и слизью. Центр клетки

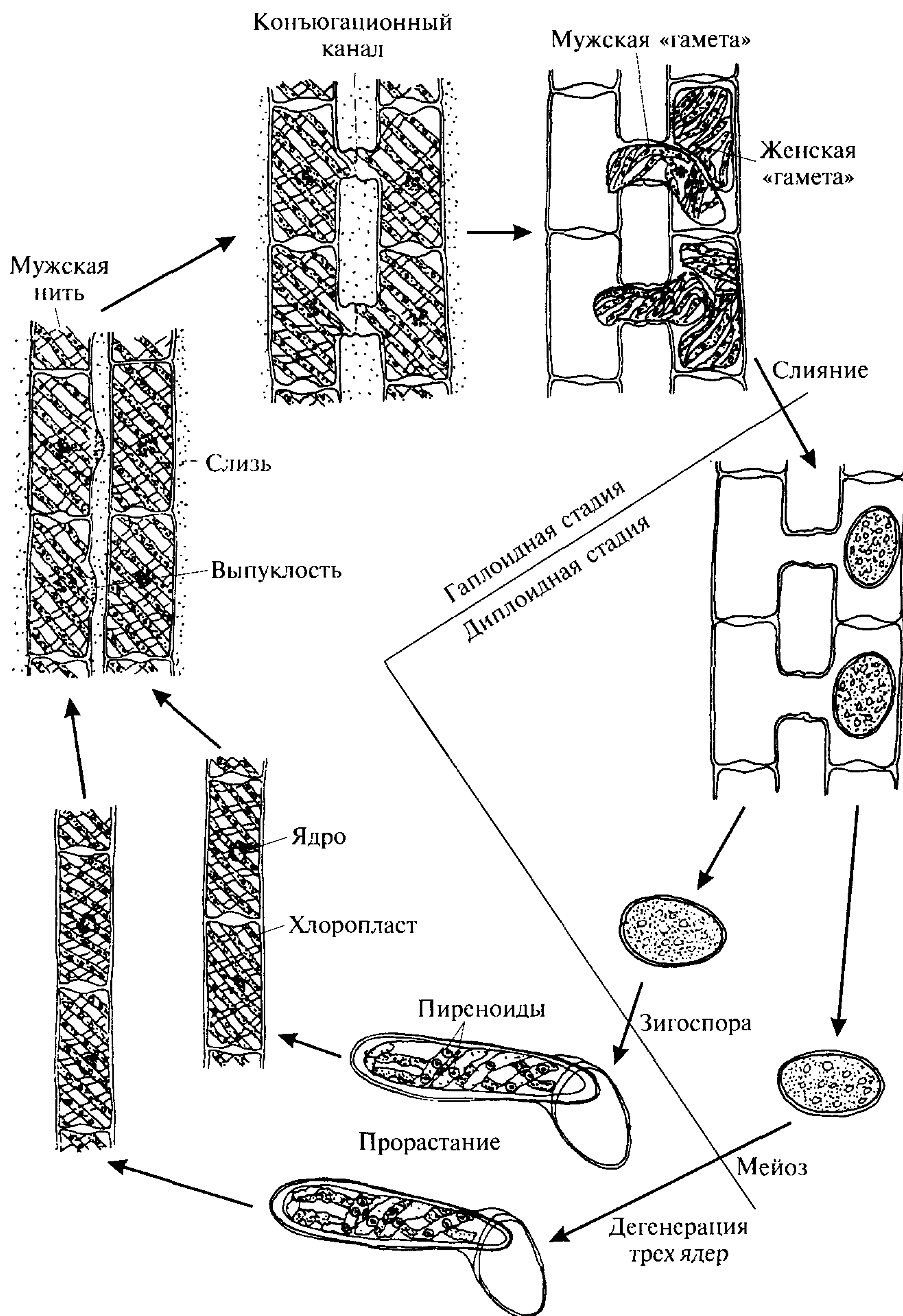


Рис. 373. Жизненный цикл *Spirogyra* (R. E. Lee, 1999)

занят крупной вакуолью с клеточным соком, в которой на цитоплазматических нитях подвешено ядро. В постенном слое цитоплазмы расположены хлоропласты, которые имеют вид спирально закрученных лент. По центру хлоропласта на всем его протяжении проходит ребро, вдоль которого расположены многочисленные пиреноиды. В одной клетке может быть один или несколько (до 16) хлоропластов.

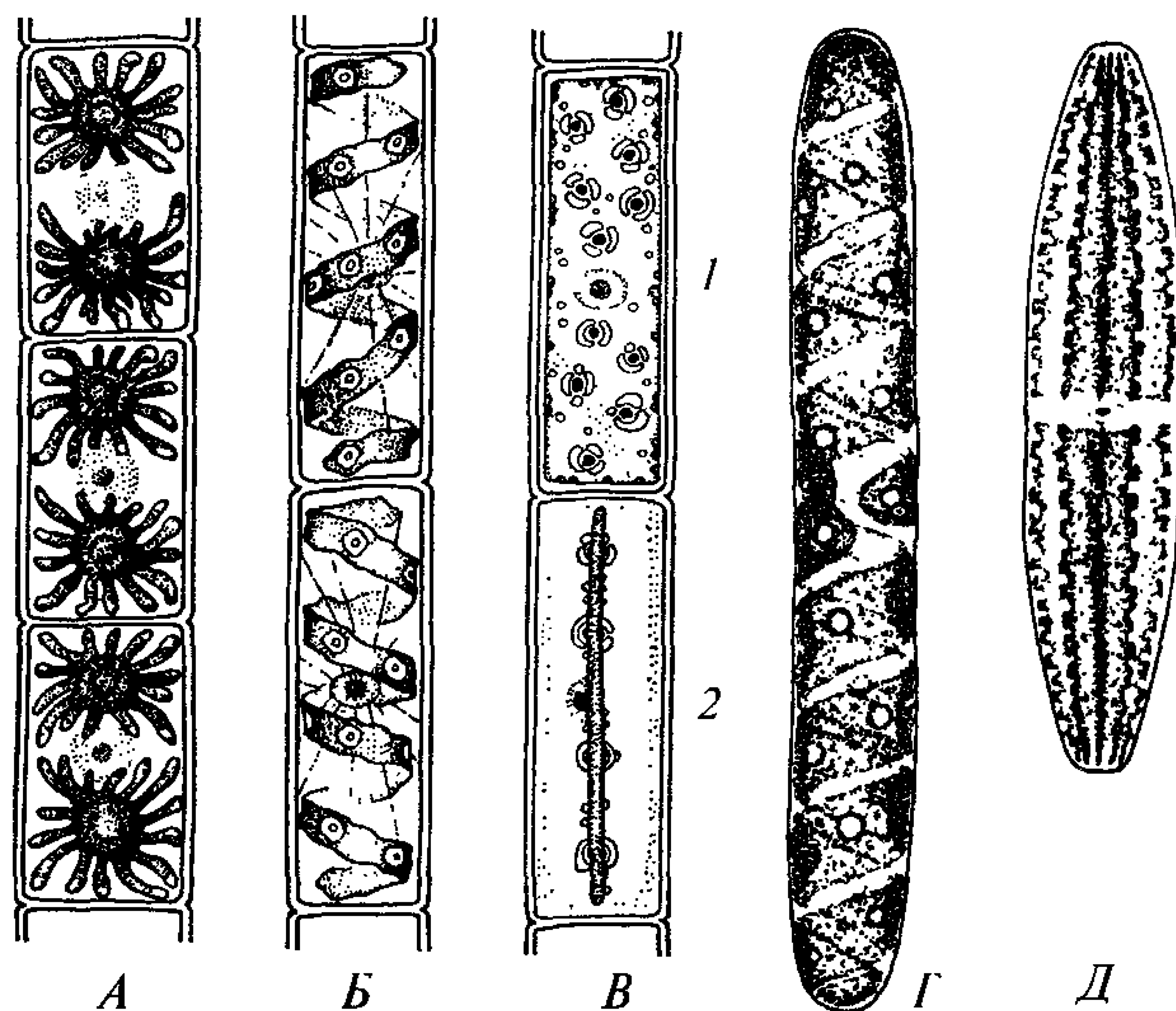


Рис. 374. Строение клетки у представителей семейства зигнемовых (W. Braune et al., 1974):

А — *Zygnema*; *Б* — *Spirogyra*; *В* — *Mougeotia* (*1* — пластинка хлоропласта в плане, *2* — хлоропласт виден «в профиль»); *Г* — *Spirotaenia*; *Д* — *Netrium*

Размножение у *Spirogyra* вегетативное (фрагментами нити) и половое (конъюгация). Конъюгация встречается лестничная и боковая.

Образующаяся диплоидная зигота одевается трехслойной оболочкой и в таком виде зимует. Наружный слой зигоспоры скульптурированный и содержит целлюлозу и/или пектин. Средний слой иногда окрашен и содержит спорополленин. Внутренний слой тонкий и бесцветный, содержит целлюлозу и пектин.

Зигота прорастает весной, ее ядро редукционно делится, три ядра отмирают, и из зиготы вырастает только одна новая гаплоидная нить. Нити *Spirogyra* свободноживущие или могут прикрепляться к субстрату с помощью ризоидальных выростов.

Род мужоция — Mougeotia (рис. 374, *В*) — нитчатая водоросль с пластинчатым осевым хлоропластом, который может менять свое положение в клетке в зависимости от освещения. Пиреноиды расположены или в один ряд, или разбросаны по хлоропласту. В клетках содержатся небольшие вакуоли с фенольными соединениями, которые, как полагают, защищают клетки от выедания беспозвоночными. Конъюгация обычно лестничная. Зиготы формируются в копуляционных каналах. Прорастает зигота единственной нитью.

Род зигнема — Zygnema (рис. 374, *А*) — нитчатая водоросль, в клетках которой расположено по паре звездчатых хлоропластов. Каждый хлоропласт имеет по одному центральному пиреноиду. Клетки окружены слизистым чехлом. *Zygnema* может размножаться вегетативно, фрагментами нитей и за счет образования акинет. Встречается и лестничная, и боковая конъюгация.

Зиготы формируются в копуляционном канале. Прорастает зигота одним проростком.

Род нетриум* — *Netrium (рис. 374, *Д*) — одноклеточная водоросль, покрытая цельной оболочкой. Клетки эллиптические или удлиненные, с округлыми концами. В каждой половине клетки имеется хлоропласт. Хлоропласт осевой, на поперечном разрезе звездчатый, содержит удлиненные пиреноиды. От массивной осевой части расходятся по радиусам сильно изрезанные пластинки. При прорастании зиготы остаются жизнеспособными, как правило, два ядра.

Род спиротения* — *Spirotaenia (рис. 374, *Г*) — одноклеточная водоросль со спирально закрученным хлоропластом и цельной оболочкой. Клетки короткие или цилиндрические, с закругленными концами. При прорастании зиготы все 4 ядра остаются жизнеспособными.

Порядок десмидиевые — Desmidiales

Порядок включает одноклеточных и колониальных водорослей, оболочка которых состоит из двух половинок; в оболочке имеются поры. Их клетки состоят из двух симметричных половинок — полуклеток. У большинства представителей в плоскости симметрии имеется более или менее выраженная перетяжка. В разных положениях клетки выглядят неодинаково. Обычный способ размножения десмидиевых — вегетативный, за счет деления клетки в поперечной плоскости на две. Дочерние особи получают одну полуклетку от материнской клетки, а недостающую достраивают заново (рис. 375). При конъюгации две клетки сближаются и одеваются общей слизью. У ряда десмидиевых в области симметрии каждой клетки развиваются отростки, которые соединяются в конъюгационный канал, внутри которого сливаются протопласты клеток. У других десмидиевых не формируется копуляционный канал, их протопласты освобождаются от оболочек и сливаются. Зигота покрывается трехслойной оболочкой. При ее прорастании происходит мейоз, но чаще всего два ядра дегенерируют и формируются два проростка.

Род клостериум* — *Closterium (рис. 376, *А*) имеет клетки прямые или более или менее согнутые, полулунной формы, не перетянутые посередине, на концах содержат вакуоли с кристалликами сульфата бария, совершающими броуновское движение. Оболочка клеток состоит из двух половинок. На ней имеются продольные штрихи и мелкие поры. Крупные поры расположены на концах клеток. Через них выделяется слизь, которая принимает участие в движении клеток. Ядро расположено в плоскости симметрии клетки, его можно видеть в живом состоянии. В каждой полуклетке содержится по одному крупному центральному хлоропласту, состоящему из осевого стержня и отходящих от него по радиусам нескольких пластин.

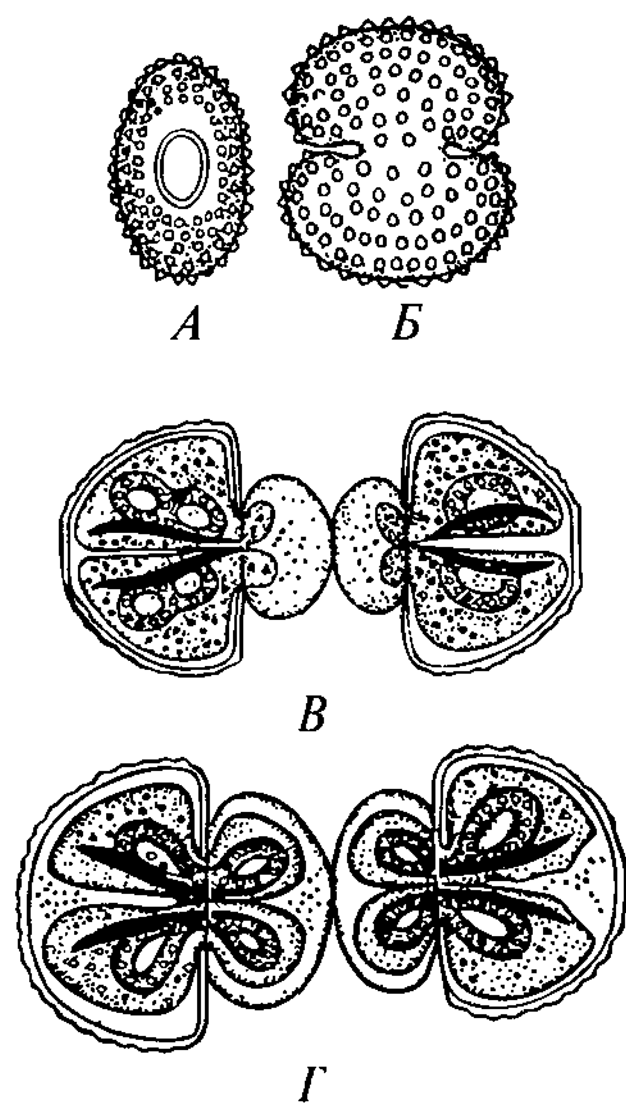


Рис. 375. Деление клетки десмидиевой водоросли (Л.Л. Великанов и др., 1981):
А — клетка сверху; *Б* — вид спереди; *В*, *Г* — деление клетки

Род космариум — Cosmarium (рис. 376, *Б*; 377, *В*) — один из крупнейших родов водорослей, в котором описано около 1 000 видов. Его клетки перетянуты посередине, состоят из двух полуклеток, в перешейке расположено ядро. Полуклетки разнообразной формы: округлые, пирамидальные, многоугольные. При рассматривании сверху клетки имеют эллиптическое очертание. В каждой половинке клетки содержится один или несколько осевых или париетальных хлоропластов с пиреноидами. Оболочка клеток гладкая или различным образом скульптурирована.

Род стаураструм — Staurastrum (рис. 376, *В*; 377, *Б*) — один из крупнейших родов водорослей, в котором описано около 800 видов. Его клетки перетянуты посередине, сверху они 3—5-угольные, их концы оттянуты в отростки. Оболочка клеток может быть гладкой или различным образом орнаментирована шипами и различными выростами. Зигота прорастает одним — четырьмя проростками.

Род микрастериас — Micrasterias (рис. 376, *Г*) имеет клетки, сильно уплощенные и перетянутые посередине. Каждая полуклетка подразделяется на полярную и боковые лопасти. Боковые лопасти, как правило, глубоко надрезаны. По краю клетки располагаются шипики или зубчики. Оболочка клеток может быть гладкой или нести шипики, гранулы. Хлоропласты с многочисленными пиреноидами. Ядро лежит в перешейке. Вид *M. foliaceae* образует скопления клеток в виде нити, клетки в которых соединены полярными лопастями и апикальными зубчиками.

Род эуаструм — Euastrum (рис. 376, *Д*; 377, *А*) имеет клетки сжатые, большей частью удлиненные, перетянутые посередине. На вершине полуклеток имеется выемка. Полуклетки трапециевидные с широкоокруглыми лопастя-

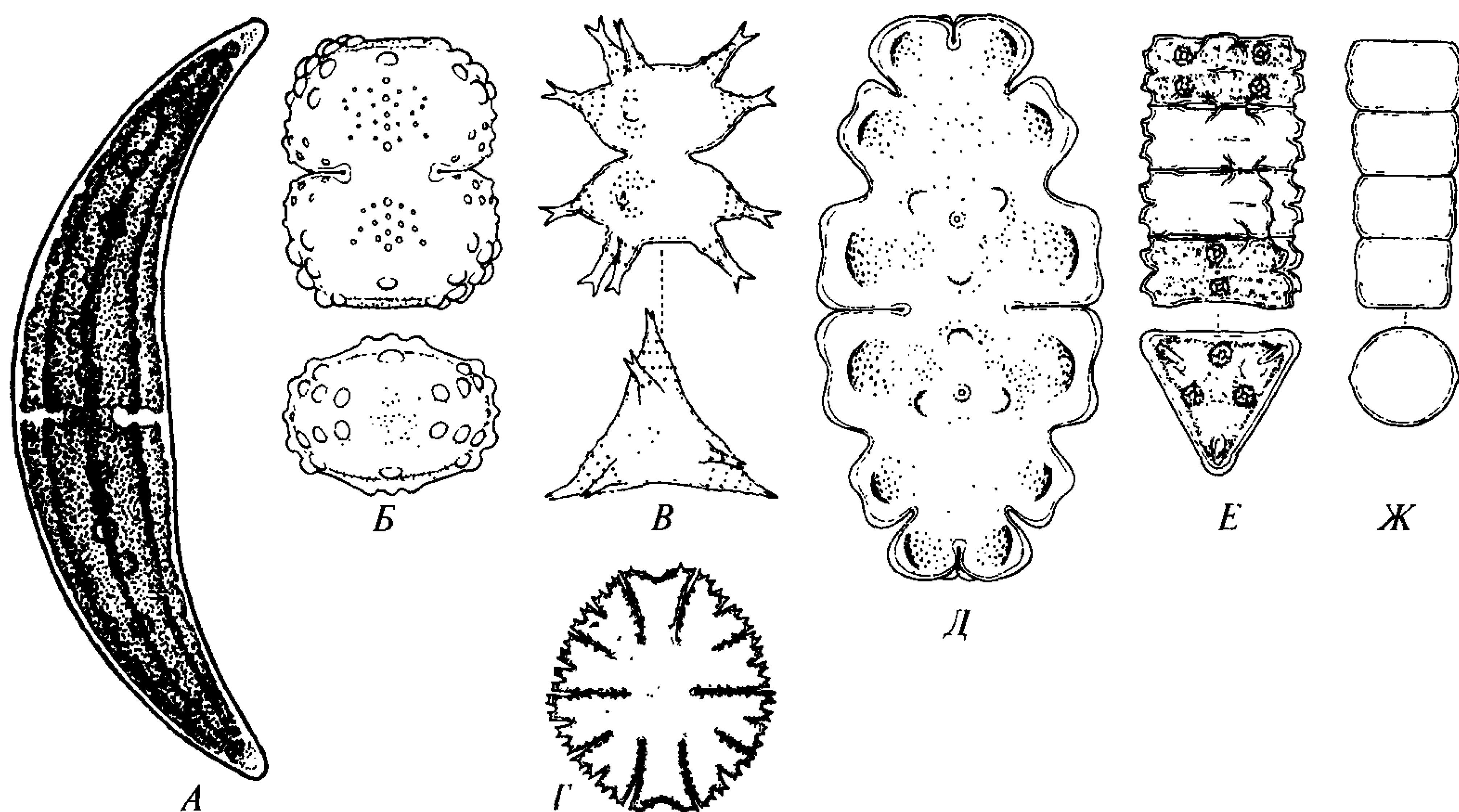


Рис. 376. Десмидиевые водоросли (W. Braune et al., 1974):
А — Closterium; *Б — Cosmarium*; *В — Staurastrum*; *Г — Micrasterias*; *Д — Euastrum*; *Е — Desmidium*; *Ж — Hyalotheca*

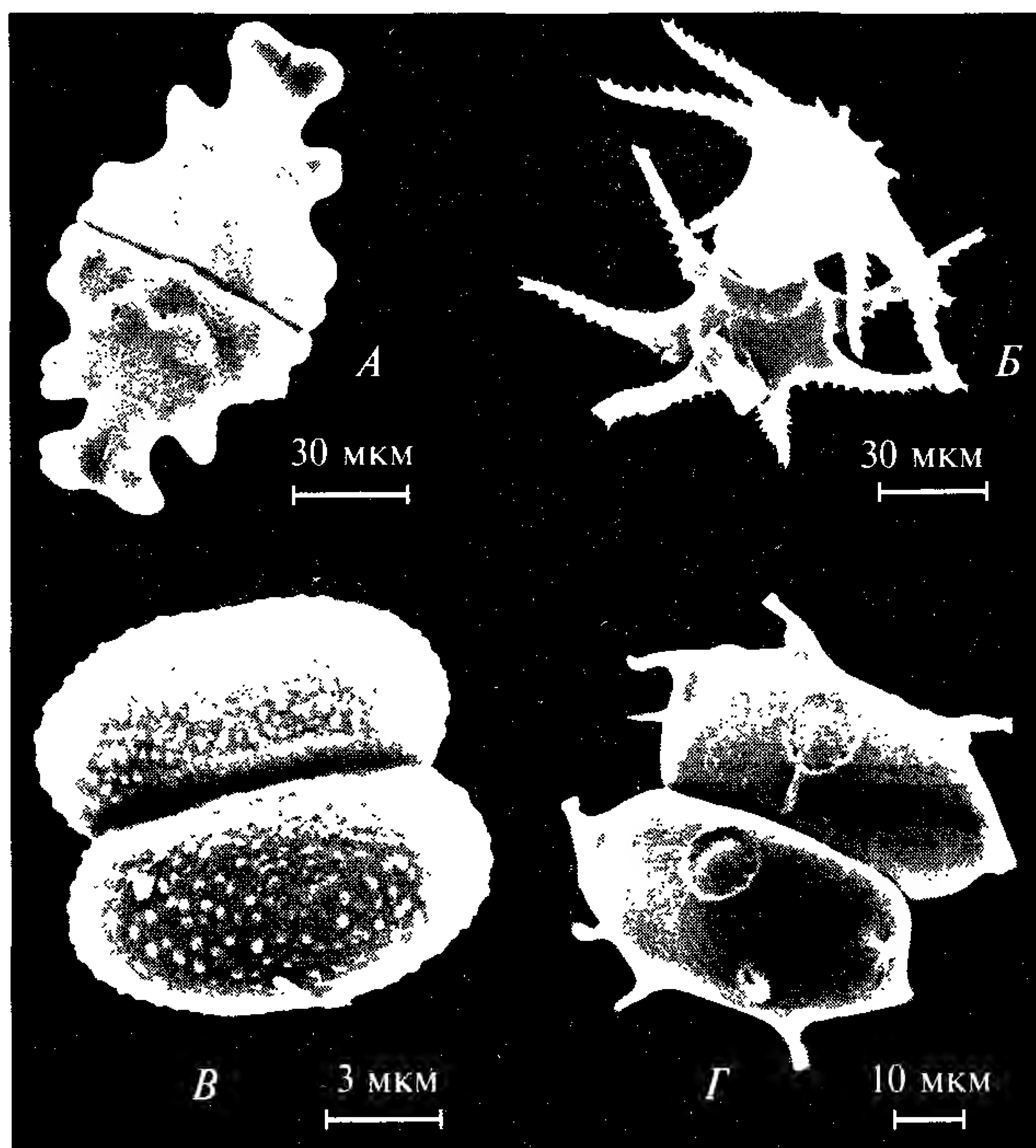


Рис. 377. Десмидиевые водоросли:
А — *Euastrum*; *Б* — *Staurastrum*; *В* — *Cosmarium*; *Г* — *Xanthidium*

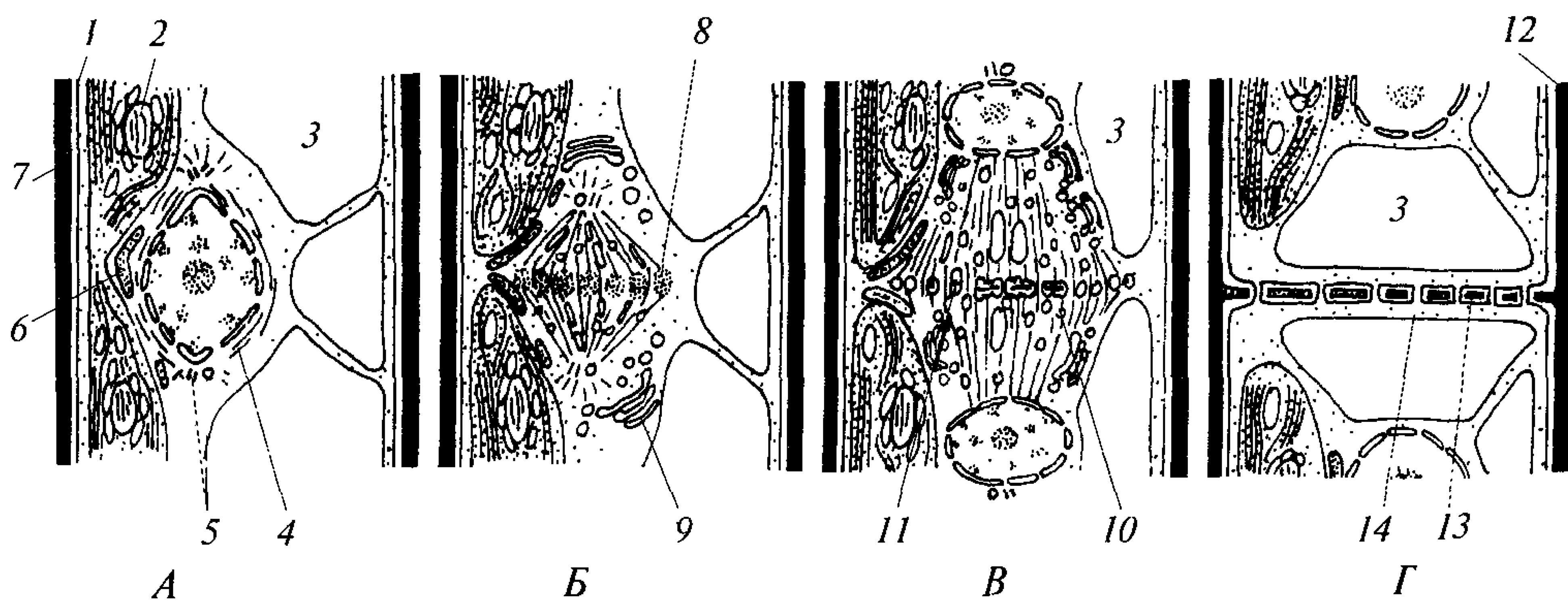
ми, в каждой полуклетке может быть один или два хлоропласта с пиреноидами.

Род десмидиум — Desmidium (рис. 376, *Е*) — колониальная водоросль; имеет вид нити. Клетки состоят из двух полуклеток с неглубокой перетяжкой. Нить обычно скручена по спирали, часто имеет слизистый чехол. Поскольку нити скручены, выдающиеся ребра клеток выглядят как темно-зеленая полоса, идущая косо вдоль нити. Клетки сверху имеют треугольные или овальные очертания. В каждой клетке имеется по 2 осевых хлоропласта, т. е. по одному в полуклетке. В зависимости от вида зигота формируется или в копуляционном канале, или внутри оболочки родительской клетки.

Род гиалотека — Hyalotheca (рис. 376, *Ж*) — колониальная водоросль в виде нити, окруженной мощным слизистым чехлом. Клетки слабо перетянуты, сверху имеют округлые очертания. В каждой клетке по два осевых хлоропласта. При конъюгации нить распадается на отдельные клетки. Зигота формируется или в копуляционном канале, или внутри оболочки родительской клетки, прорастает одним-двумя проростками.

Класс колеохетофициевые водоросли — Coleochaetophyceae

Класс назван по роду *Coleochaete* (от греч. *koleos* — оболочка, футляр; *chaete* — щетинка, волосок), содержит единственный **порядок колеохетовые — Coleochaetales**. Таллом представлен ветвящимися нитями с плазмодесмами. Нити


1
2
8
12
7
3
3
3
3
6
5
4
9
11
10
14
13
А
Б
В
Г

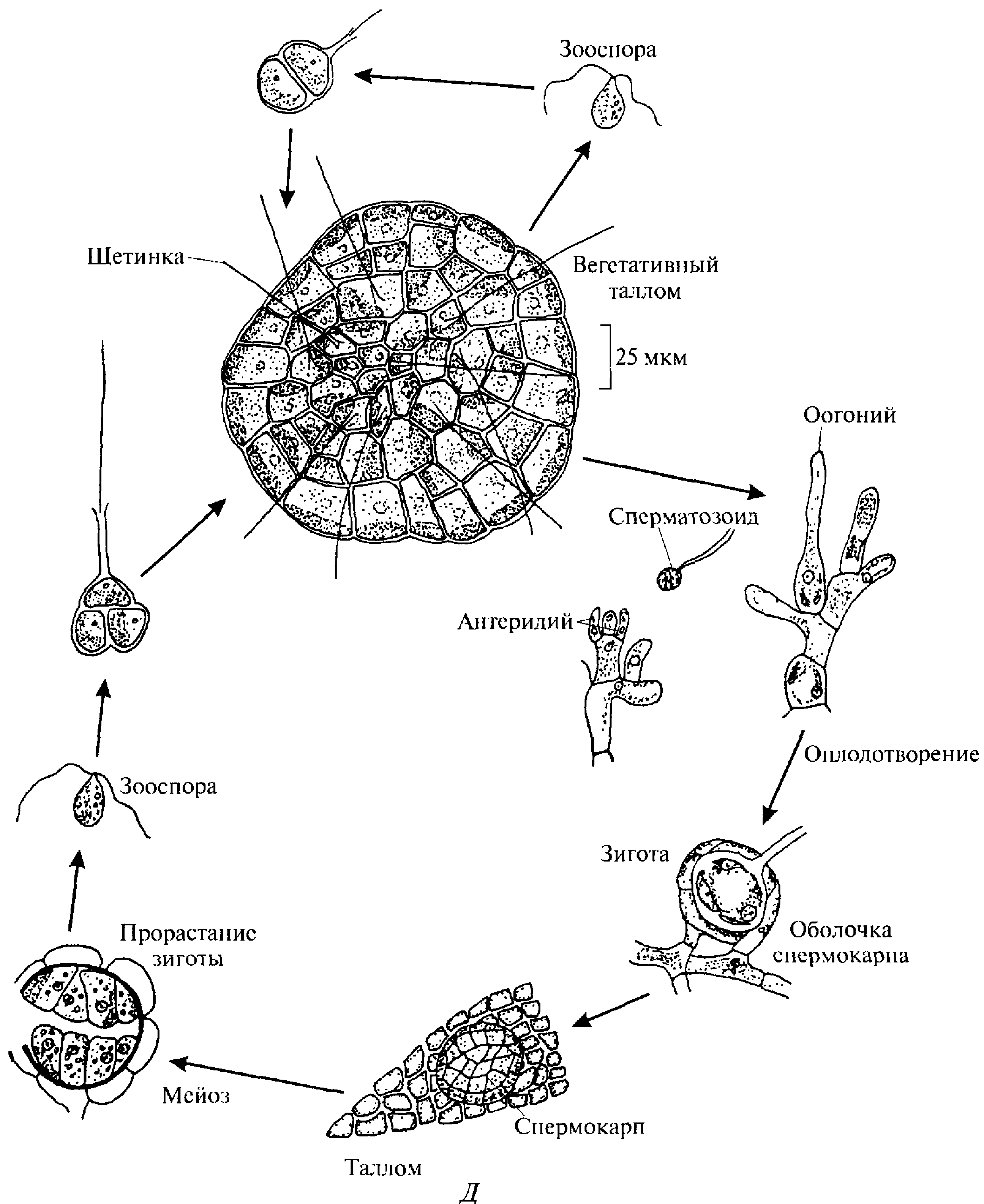

Зооспора
Щетинка
Вегетативный таллом
25 мкм
Оогоний
Сперматозоид
Антеридий
Оплодотворение
Зигота
Оболочка спермокарпа
Зооспора
Прорастание зиготы
Мейоз
Спермокарп
Таллом
Д

Рис. 378. *Coleochaete*:

А—Г — митоз и цитокинез (*А* — ранняя профаза, *Б* — метафаза, *В* — поздняя телофаза, *Г* — ранняя интерфаза): открытый митоз с постоянным телофазным веретеном, цитокинез с образованием клеточной пластинки из везикул аппарата Гольджи с фрагмопластом (C. Hoek van den et al., 1995): *1* — плазмалемма; *2* — пиреноид; *3* — вакуоль; *4* — перинуклеарная микротрубочка; *5* — пара центриолей; *6* — микротельце; *7* — клеточная стенка; *8* — хромосома; *9* — аппарат Гольджи; *10* — микротрубочка фрагмопласта; *11* — клеточная пластинка из везикул аппарата Гольджи; *12* — старая клеточная стенка; *13* — новая клеточная стенка; *14* — плазмодесма; *Д* — жизненный цикл *C. scutata* (R. E. Lee, 1999)

могут заканчиваться бесцветными волосками, длина которых может превышать диаметр клеток в 100 раз. Подвижные клетки покрыты чешуйками. Митоз открытый с центриолями. Цитокинез идет с фрагмопластом. Половой процесс оогамный. К порядку относят, возможно, 2 рода и около 20 видов. Эпифиты высших водных растений и водорослей в пресных водоемах.

Эта группа тесно связана с предками высших растений, на что указывают: сравнение последовательностей генов SSU rDNA; асимметричные подвижные клетки, покрытые чешуйками; микротрубочковые корешки, один широкий из многочисленных микротрубочек и второй узкий из трех микротрубочек; многослойная структура; веретено деления, сохраняющееся в телофазе; фрагмопласт в цитокинезе (рис. 378, *А—Г*); гликолатоксидаза; защитная обкладка у оогония.

Род колеохете — Coleochaete имеет таллом в виде плоского псевдопаренхиматозного диска, сформированного ветвящимися нитями. У некоторых видов нити свободные и не образуют диск, реже слоевище подушковидное. Все представители рода имеют волоски (щетинки), отходящие вверх от таллома, которые, возможно, предохраняют таллом от выедания беспозвоночными животными. Щетинки образованы внутренним слоем оболочки, у основания окружены своеобразным воротничком — трубчатым внешним слоем прорванной оболочки (см. рис. 378). Только от 3 до 5 % клеток таллома имеют щетинки. В отличие от рода *Chaetosphaeridium* волоски образуются по одному на клетку. Таллом *Coleochaete* сложен из клеток с одним пристенным пластинчатым хлоропластом, включающим 1—2 крупных пиреноида. Тилакоиды собраны в граны. Пероксисомы, как и у высших растений, связаны с хлоропластами и делятся путем инвагинации во время деления последних.

Размножение вегетативное, бесполое (двужгутиковые зооспоры, апланоспоры), половое (оогамия). Сперматозоиды и зооспоры покрыты чешуйками; жгутики у них отходят субапикально. Грушевидные зооспоры формируются по одной в клетке, у них отсутствует глазок, зоспорогенез индуцируется температурой, в то же время длина светового дня и освещенность не играют особой роли. Освобождаются зооспоры через специальную пору в оболочке материнской клетки. Она возникает на месте действия гидролитических ферментов на оболочку клетки. Зооспоры оседают на субстрат и развивают клеточную стенку ниже слоя чешуек, как и в случае с *Chlorokybus*. Апланоспоры имеют утолщенную оболочку, изредка возникают по одной в клетке.

При половом размножении есть однодомные и двудомные виды. Бутылковидные антеридии образуются на кончиках ветвей (см. рис. 378). Развитие сперматозоидов напоминает развитие у эмбриофитов. Сперматозоиды бесцветные, формируются по одному в антеридии. Оогонии имеют вид колбовидных клеток с длинной бесцветной вытянутой шейкой — трихогиной (см. рис. 378), или

бывают шаровидными и яйцевидными, без шейки. При созревании оогония верхушка шейки ослизняется, образуя отверстие, через которое проникает сперматозоид. После оплодотворения формируется зигота, которая остается в оогонии, секретирует толстую клеточную стенку и сильно увеличивается в размерах. В клеточной стенке откладывается материал, близкий к спорополленину пыльцы высших растений. Окружающие зиготу клетки таллома развиваются в ветвящиеся нити, которые, переплетаясь, формируют псевдопаренхиматозный слой вокруг оогония (см. рис. 378). Оогоний с обверткой буреет и превращается в *спермокарп*. У *Coleochaete* эта стадия зимующая. Редукционное деление происходит при прорастании зиготы, в результате чего образуются 8—32 двужгутиковые гаплоидные зооспоры, которые освобождаются через разрушение спермокарпа и стенки зиготы. Короткое время зооспоры плавают, затем садятся на субстрат и прорастают в новый таллом.

Coleochaete встречается эпифитно на поверхности различных субстратов в пресных водоемах. Есть эндофитные виды, обитающие внутри оболочек клеток некоторых харовых водорослей, преимущественно лишенных коры. В лабораторных условиях виды *Coleochaete* способны использовать экзогенный растворенный органический углерод в форме гексоз и сахарозы.

Класс харофициевые водоросли — Charophyceae

Класс назван по роду *Chara* (от греч. *chavá* — радость, т.е. растение, которому радостно жить в воде), содержит единственный **порядок харовые — Charales**.

Харовые — макрофиты с усложненным гетеротрихальным талломом. Таллом имеет членистое строение и состоит из узлов и междоузлий. Рост таллома апикальный. Митоз открытый, без центриолей. Цитокинез с фрагмопластом, плазмодесмы присутствуют. Половой процесс оогамный. Оогонии и антеридии окружены стерильными клетками. Сперматозоиды покрыты чешуйками.

Харовые — наиболее крупные из пресноводных водорослей. По внешнему виду (рис. 379) они могут напоминать хвощ или водное высшее растение — роголистник. Их слоевище имеет вид ветвящихся кустиков зеленого цвета, членисто-мутовчатого строения, длина которых обычно 20—30 см, но может достигать 2 м. Они укрепляются на дне водоема с помощью бесцветных ризоидов. Побеги имеют членистое строение; от осевых побегов отходят боковые побеги ограниченного роста, которые расположены мутовками и называются «листьями». Места отхождения мутовок называются *узлами*, а участки «стебля» между ними — *междоузлиями*. Каждое междоузлие представлено единственной гигантской клеткой, которая может достигать нескольких сантиметров. Она многоядерная и не способна к делению. Каждый узел состоит из собранных в диск нескольких мелких одноядерных клеток. Из каждой периферической клетки стеблевого узла возникает по одному «листу».

Рост «стебля» и «листьев» — верхушечный. Апикальная клетка делится поперечной перегородкой, отчленяя *клетку-сегмент* (рис. 380, *A*). Клетка-сегмент делится на *двояковогнутую* (верхнюю) и *двояковыпуклую* (нижнюю). Двояковыпуклая клетка больше не делится, она увеличивается в размерах, становясь клеткой междоузлия. Двояковогнутая клетка делится рядом продольных

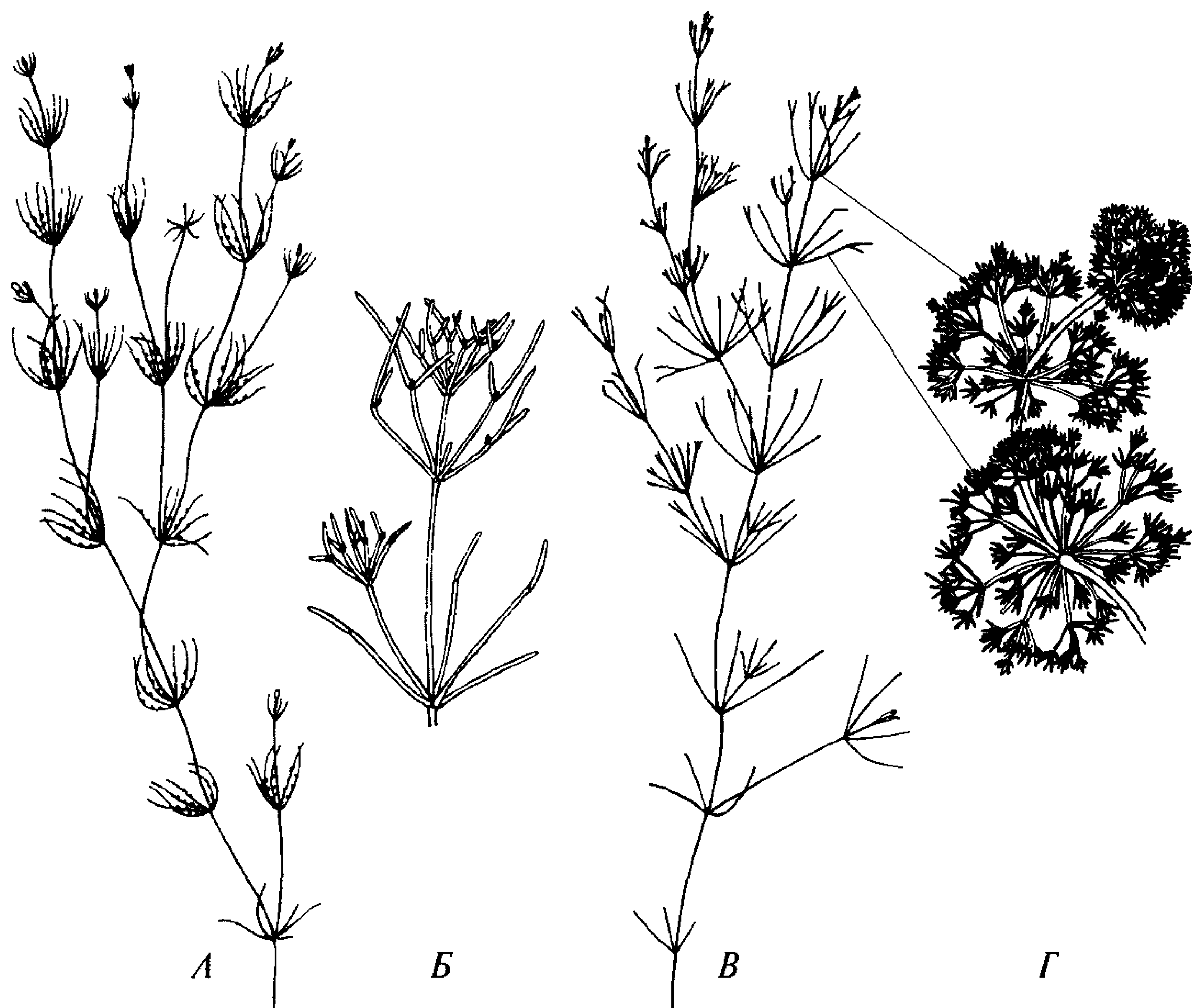


Рис. 379. Внешний вид харовых водорослей (W. Krause, 1997):
А — Chara; Б — Nitellopsis; В, Г — Nitella

перегородок таким образом, что в центре узла располагаются две клетки, которые окружены несколькими периферическими (рис. 380, *Г*). В дальнейшем центральные клетки больше не делятся, а периферические продолжают делиться, давая начало «листьям» (рис. 380, *Д*). При основании «листовых» мутовок на «стеблях» могут развиваться прилистники, разнообразные по форме и строению.

Клетки междоузлий могут достигать 15 см в длину; они имеют крупную центральную вакуоль с клеточным соком. В цитоплазме располагаются многочисленные ядра и хлоропласты без пиреноидов, похожие на хлорофилльные зерна высших растений. Цитоплазма у харовых способна к движению, скорость которого может достигать наивысших значений среди растений —

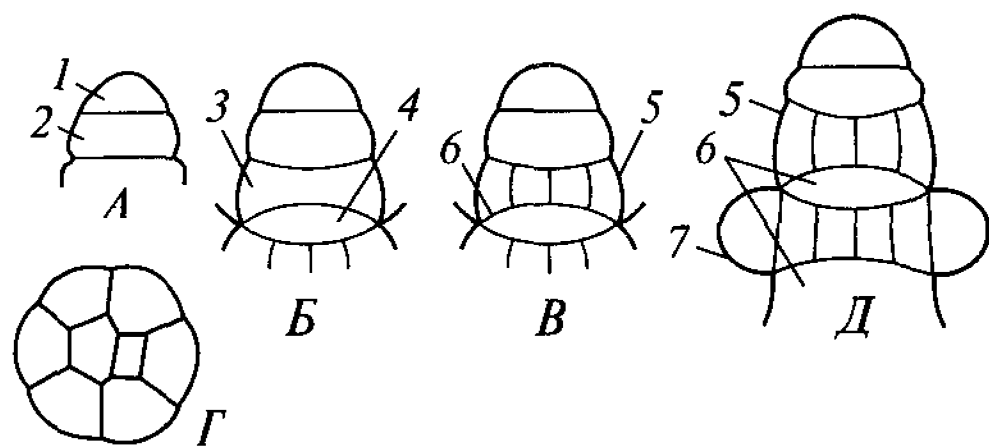


Рис. 380. Схема строения верхушки «стебля» у харовых водорослей (F. E. Fritsch, 1935):

А — двуклеточная стадия; *Б* — четырехклеточная стадия; *В* — начало формирования узла и междоузлия; *Г* — поперечный разрез сформированного узла; *Д* — начальная стадия образования листьев; *1* — апикальная клетка; *2* — клетка-сегмент; *3* — двояковогнутая клетка; *4* — двояковыпуклая клетка; *5* — узел; *6* — междоузлие; *7* — начальные листовые бугорки

1,5—2 мм/с. Это движение обусловлено взаимодействием актиновых микрофиламентов с микротрубочками цитоплазмы. Ядра в клетках междоузлий имеют вытянутую неправильную форму и образуются в результате амитоза. Оболочка клеток плотная и состоит из двух слоев: внутреннего — целлюлозного и наружного, состоящего из каллозы, в котором может откладываться известь.

Междоузлия могут обрастать слоем специальных клеток, которые называются *корой*, или оставаться голыми. Клетки в коре собраны в ряды, располагающиеся параллельно вдоль междоузлия слегка наискосок (рис. 381). Коровые нити отходят от основания «листа», одна нить идет вверх по «стеблю», другая — вниз. Существуют разные варианты развития коры. При сильном обеднении воды питательными веществами кора может редуцироваться у видов, которые обычно имеют ее в хорошо развитом состоянии.

Зооспоры у харовых отсутствуют, но есть несколько способов вегетативного размножения (рис. 382). Во-первых, части основных побегов легко могут укореняться. Во-вторых, вегетативное размножение может осуществляться с помощью клубеньков, образующихся на ризоидах. В-третьих, вегетативное размножение может осуществляться с помощью звездчатых скоплений клеток, богатых крахмалом, формирующихся на нижних узлах. В-четвертых, оно может происходить протонемаобразными отростками из узлов.

Половое размножение — оогамия. Антеридии и оогонии формируются из особых клеток, которые отделяются от некоторых периферических клеток листовых узлов. Антеридии округлые, достигают 0,5 мм в диаметре. Начальная клетка для образования антеридия, отчлененная от узловой, делится на две. Наружная клетка быстро делится в трех взаимно-перпендикулярных направлениях, формируя шарик, состоящий из восьми клеток (рис. 383). Вторая клетка,

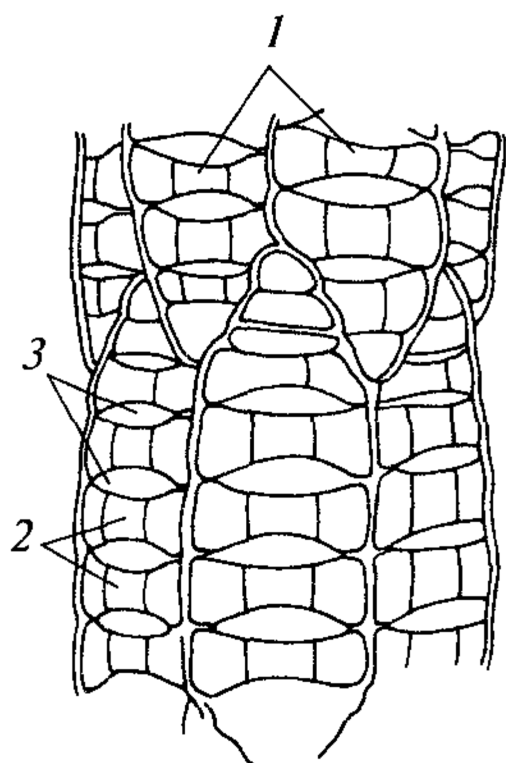


Рис. 381. Схема строения стеблевой коры (F. E. Fritsch, 1935):

1 — коровые полосы; *2* — узлы; *3* — междоузлия

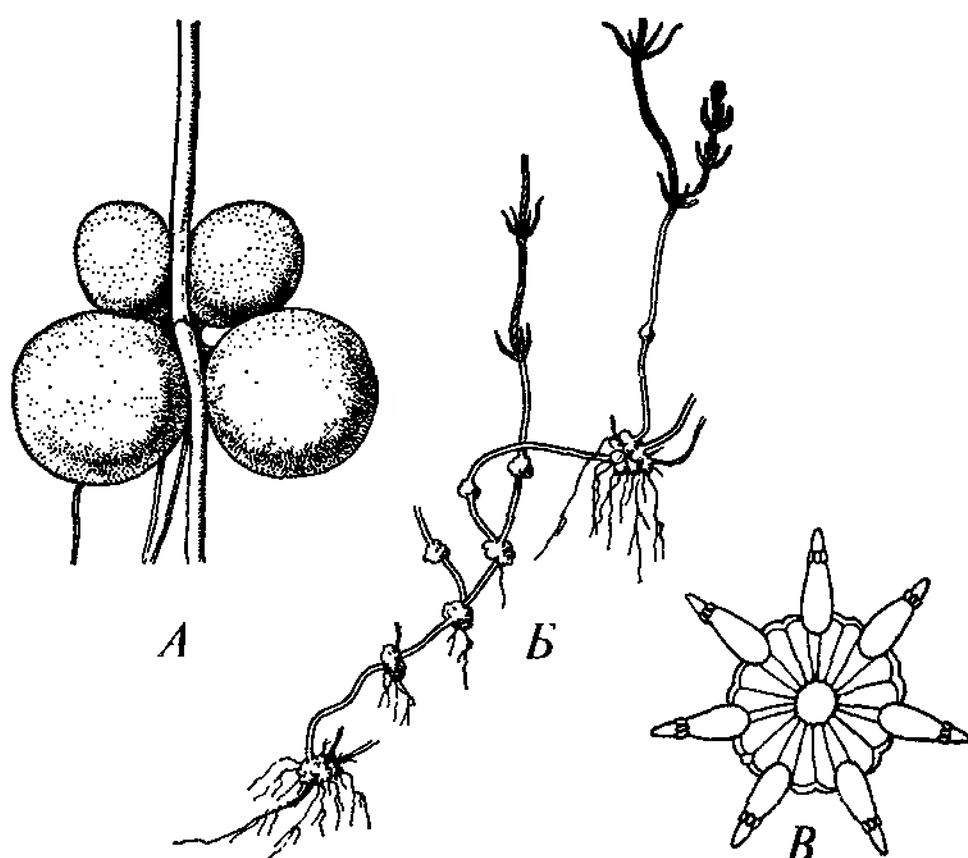


Рис. 382. Способы вегетативного размножения (F. E. Fritsch, 1935):

А — подземные клубеньки *Chara* на ризоидах; *Б* — клубеньки, образовавшиеся из стеблевых узлов, на нижних, погруженных в ил побегах у *Chara*; *В* — звездчатые скопления клеток у *Nitellopsis*

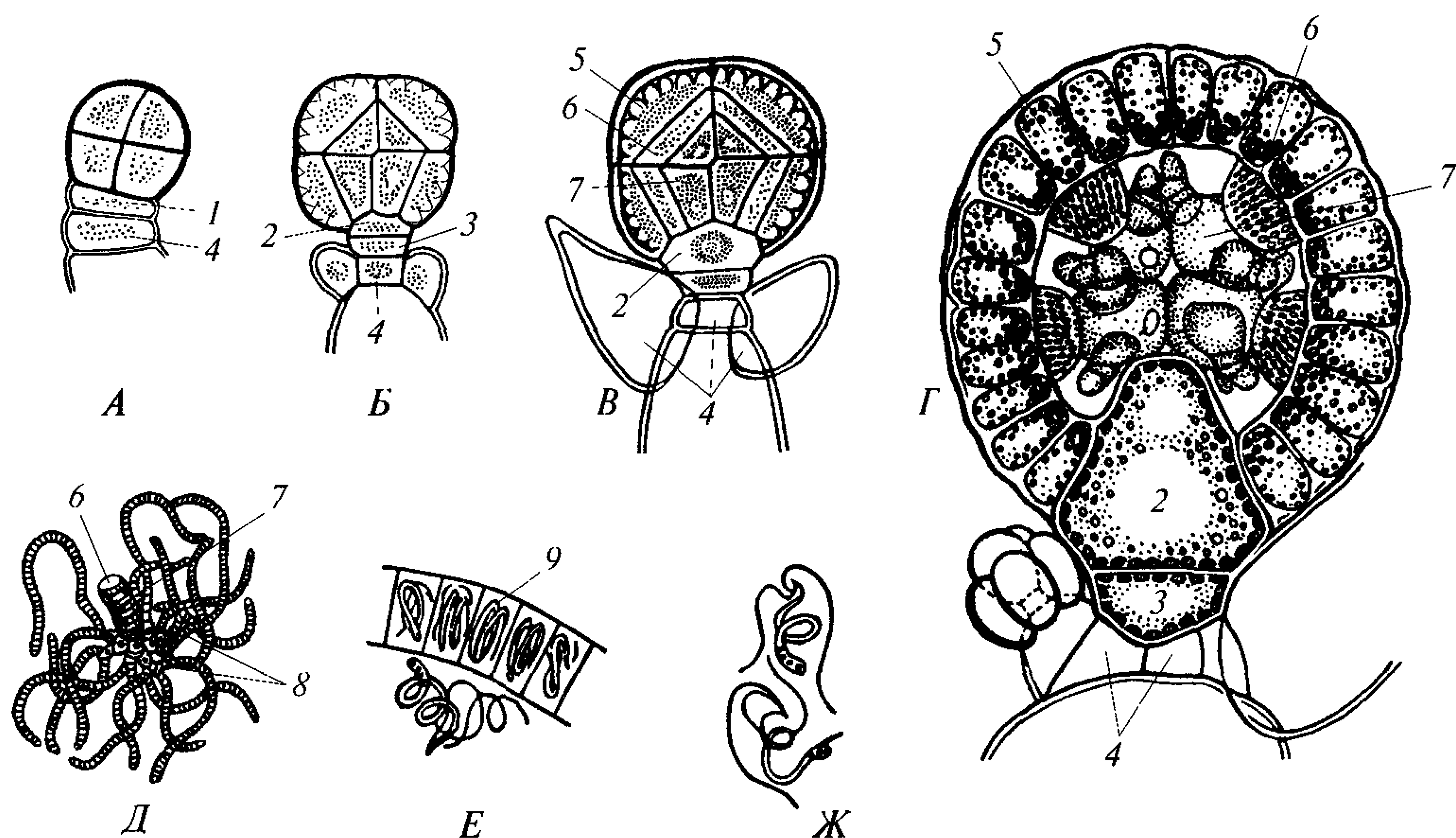


Рис. 383. Формирование антеридия у харовых (F. E. Fritsch, 1935):

А—Г — последовательные стадии образования антеридия; *Д* — рукоятка отдельно с хорошо развитыми головками и сперматогенными нитями; *Е* — участок сперматогенной нити со сперматозоидами; *Ж* — сперматозоид; *1* — исходная клетка основания; *2* — внутренняя базальная (бутылковидная) клетка; *3* — наружная базальная клетка; *4* — клетка листового узла; *5* — клетки-щитки; *6* — рукоятки; *7* — головки; *8* — антеридиальные нити; *9* — сперматозоид

прилегающая к узлу, делится горизонтальной перегородкой на две базальные клетки: наружную, остающуюся далее без изменений, и внутреннюю (бутылковидную), сильно разрастающуюся и вдающуюся внутрь антеридия, клетку-ножку антеридия. Каждая из восьми клеток шарика делится, обособляя наружный слой, состоящий из 8 клеток-щитков, которые более не делятся (см. рис. 383). Восемь внутренних клеток еще раз делятся, образуя средние клетки, превращающиеся в рукоятки, и внутренние клетки, превращающиеся в первичные головки (см. рис. 383). От первичных головок отделяются несколько вторичных головок, на которых уже развиваются длинные сперматогенные нити (обычно по 4 от каждой вторичной головки).

Нить состоит приблизительно из 200 клеток, в каждой из которых формируется по одному сперматозоиду (см. рис. 383). Зрелые антеридии имеют вид шариков на короткой ножке, окрашенных в кирпично-красный цвет. Каждый антеридий даст до 40 000 сперматозоидов. Сперматозоид свернут в спираль из 2,5 оборотов (рис. 384). Он освобождается через пору в оболочке клетки. В теле сперматозоида можно выделить три части: четверть клетки приходится на область головки, где чехол из микротрубочек покрывает митохондрию; половина клетки приходится на среднюю часть, где микротрубочки расположены вокруг ядра; в последней четверти клетки микротрубочки покрывают хлоропласты (см. рис. 384). Жгутики покрыты чешуйками, формирующимися в аппарате Гольджи.

Оогонии овальные, до 1 мм в длину. Их формирование происходит проще. Одна из периферических клеток узла, которая затем превратится в клетку-

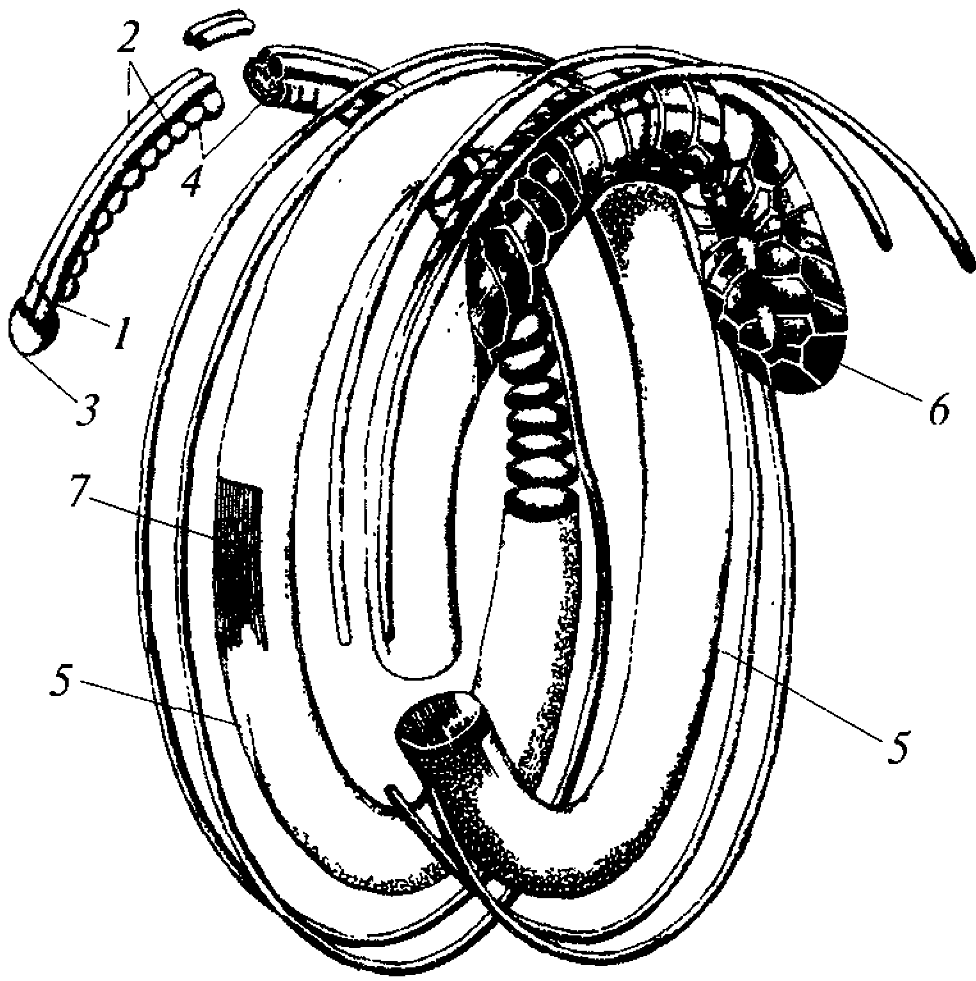


Рис. 384. Строение сперматозоида *Chara* (R. E. Lee, 1999):

1 — базальное тело; *2* — жгутики; *3* — передний конец; *4* — митохондрия; *5* — пластида; *6* — ядро; *7* — микротрубочка

ножку оогония, отчленяет вверх центральную клетку, вбок — пять будущих клеток обвертки (рис. 385). Центральная клетка делится один или два раза, в результате чего формируются одна крупная яйцеклетка и несколько мелких стерильных поворотных клеток, которые перемещаются к основанию яйцеклетки (см. рис. 385). Их считают сильно редуцированным остатком стенки собственно гаметангия. Пять боковых клеток разрастаются вокруг яйцеклетки по спирали справа налево и снизу вверх. Наверху они отчленяют по одной или две клетки, слагающиеся в коронку. *Коронка* может быть однорядной (см. рис. 385, *Д*), состоящей из 5 клеток, или двурядной — из 10 клеток. Зрелые оогонии яйцевидной или эллипсовидной формы достигают в длину 1 мм.

После оплодотворения развиваются ооспоры, которые окрашиваются при созревании в различные оттенки коричневого цвета, всегда блестящие снаружи. У многих видов они могут покрываться известью. После периода покоя ооспоры прорастают, причем первое же деление ядра — редукционное. В результате образуется 4 гаплоидных ядра. Перегородка отчленяет часть цитоплазмы с одним ядром, и из этой клетки затем формируется водоросль, вторая клетка с тремя ядрами выполняет питающую функцию.

Обитают харовые водоросли преимущественно на глубине 1—5 м (в оз. Тахо *Chara contraria* была собрана с глубины 150 м) в различных пресных водоемах (в прудах и озерах, реже в ручьях и реках, во временных водоемах — ямах, канавах), особенно с жесткой известковой водой, могут населять и солоноватые водоемы. В типично морских условиях современные харовые не обитают. Они встречаются в водоемах с pH 5—10 чаще на мягких илистых грунтах. Харовые чаще всего образуют обширные заросли.

Распространены харовые водоросли по всему земному шару, за исключением Антарктиды. Из общего числа только 6 видов встречается на всех континентах, большинство же видов встречается только на каком-нибудь одном из них. Там, где поселяются харовые водоросли, они влияют на гидрологический режим водоема и на его биологические особенности, делая этот режим более устойчивым и формируя особый биоценоз.

Харовые дают приют и защиту молоди рыб и мелким животным, на их талломах поселяются многочисленные эпифиты, которые служат кормовой базой для личинок беспозвоночных. Замечено, что в водоемах с зарослями харовых водорослей отсутствуют или слабо развиты личинки комаров, что, возможно, связано с выделениями каких-то антибиотических веществ в опре-

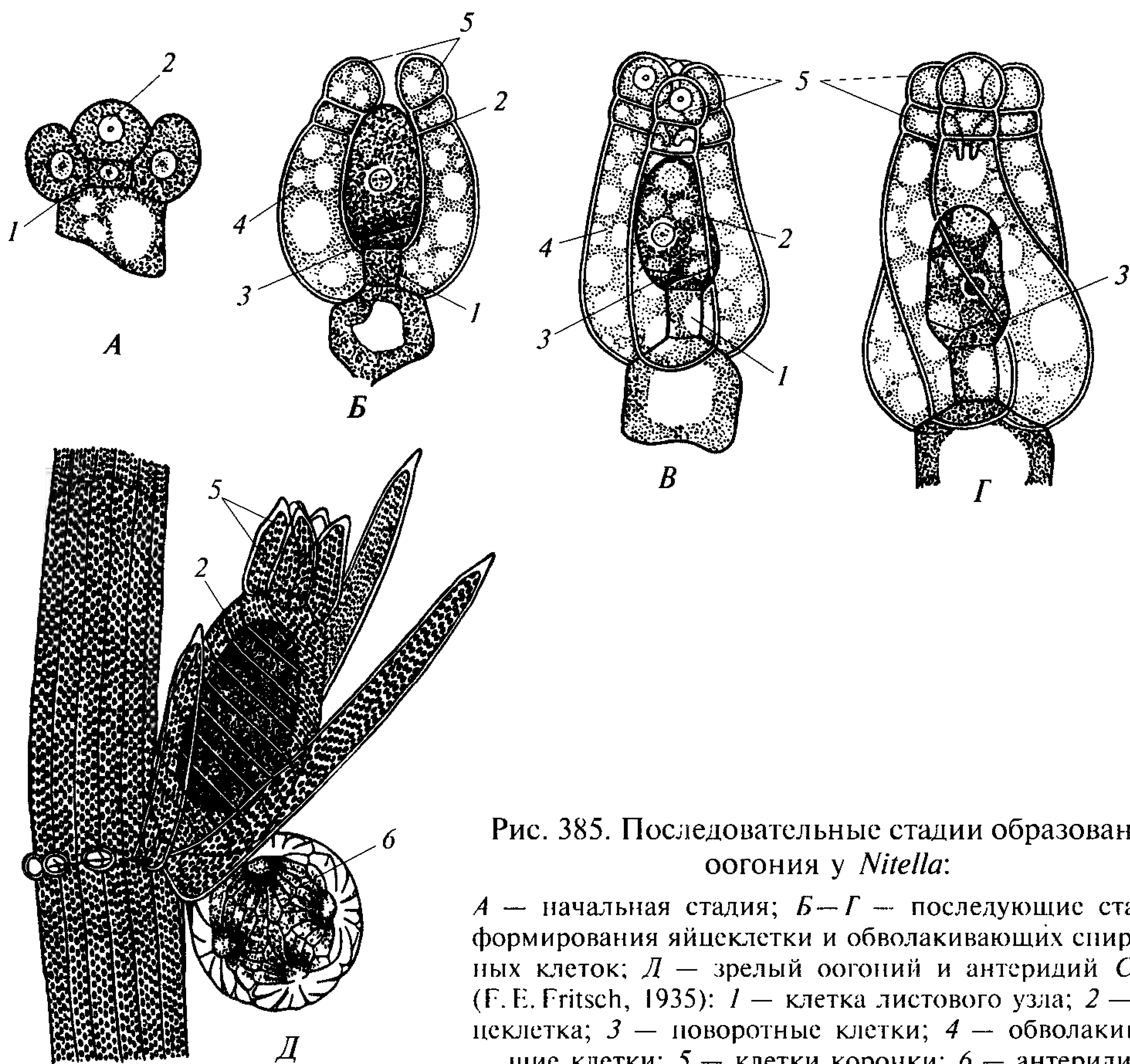


Рис. 385. Последовательные стадии образования оогония у *Nitella*:

А — начальная стадия; *Б—Г* — последующие стадии формирования яйцеклетки и обволакивающих спиральных клеток; *Д* — зрелый оогоний и антеридий *Chara* (F. E. Fritsch, 1935): *1* — клетка листового узла; *2* — яйцеклетка; *3* — поворотные клетки; *4* — обволакивающие клетки; *5* — клетки коронки; *6* — антеридий

деленные периоды развития. Харовые служат источником питания для водоплавающих птиц, особенно на путях их осенних перелетов. Например, у уток, подбитых на кормовых озерах во время перелетов, желудки были заполнены ооспорами харовых водорослей.

Прямое использование харовых водорослей человеком невелико. В ряде мест их остатки используют как удобрения для кислых и тяжелых почв, для образования лечебных грязей, как фильтрующий материал. В то же время харовые — прекрасный объект для биофизических и физиологических исследований. С помощью крупных клеток междоузлий изучают процессы проницаемости мембран, движения цитоплазмы, сложные электрические явления.

Молекулярная систематика указывает на монофилетичность современных харовых водорослей, включающих 6 родов: *Chara*, *Lamprothamnium*, *Lychnothamnus*, *Nitellopsis*, *Nitella*, *Tolypella*. Всего описано около 81—400 видов харовых водорослей, большинство из которых относятся к двум родам — *Chara* и *Nitella*.

Род хара — Chara имеет слоевище в виде разветвленных, часто инкрустированных известью кустиков (см. рис. 379, *А*) мутно-зеленого или сероватого, реже прозрачно-зеленого цвета. «Стебли» и «листья» чаще всего покрыты корой. Если кора отсутствует, то такие виды можно спутать с представителями

рода *Nitella*. Прилистники имеются. «Листья» членисто-линейного строения с листочками в узлах. Оогонии средних размеров, у многих видов обызвествляющиеся. Коронка из 5 клеток, расположенных в один ряд. Ооспоры эллипсоидные. Антеридии некрупные.

Род нителлопсис* — *Nitellopsis (см. рис. 379, *Б*) — растения, обычно инкрустированные известью, светло- или темно-зеленые, без коры. На ризоидах, погруженных в ил, образуются белые звездчатые скопления клеток, которые принимают участие в вегетативном размножении. Прилистники отсутствуют или рудиментарные. «Листья» членисто-линейного строения из 2—3 (5) длинных члеников. Оогонии крупные, сильно обызвествляющиеся, изменчивые по форме и величине. Коронка оогония из 5 клеток. Ооспоры крупные, яйцевидные или эллипсоидно-цилиндрические. Антеридии очень крупные, до 1,1 см в диаметре.

Род нителла* — *Nitella (см. рис. 379, *В*) — растения, обычно не инкрустированные известью, прозрачно-зеленые. «Стебель» и «листья» полностью без коры. Прилистники отсутствуют, «листья» обычно членисто-вильчатые. Оогонии небольшие, как правило, необызвествляющиеся. Коронка оогониев двухъярусная, в каждом ярусе по 5 клеток (рис. 385). Ооспоры мелкие, почти округлые, сдавленные с боков. Антеридии некрупные. В отличие от рода *Chara* представители рода *Nitella* встречаются чаще в слабо кислых водах.

СЛОВАРЬ ОСНОВНЫХ ТЕРМИНОВ

Автогамия — самооплодотворение у одноклеточных организмов, при котором сливаются два сестринских гаплоидных ядра в общей цитоплазме.

Автоспора — *апланоспора*, представляющая собой будущую маленькую водоросль. По мере развития она только увеличивается в размере. Встречается у некоторых одноклеточных водорослей, например у *Chlorella*. А. могут быть и у некоторых *ценобиальных* водорослей. В этом случае они представляют собой отдельные клетки — будущие компоненты *ценобия*, которые его и формируют, еще находясь в спорангии.

Агар (агар-агар) — полисахарид, получаемый из некоторых морских красных водорослей (в России для этих целей используется *Ahnfeltia plicata*). В водных растворах образует плотный студень. Состоит из агарозы, линейные молекулы которой построены из чередующихся остатков D- и L-галакатозы, и агаропектина, в котором остатки галактозы частично этерифицированы серной кислотой. Используется для приготовления питательных сред при выращивании бактерий, грибов, водорослей, а также в биохимии и пищевой промышленности (например, для кондитерских изделий: мармелад и т.д.).

Агароносы — см. Агарофиты.

Агарофиты (агароносы) — красные водоросли, использующиеся для получения агара (например, *Ahnfeltia plicata*).

Агглютинины (агглютины) — гликопротеины, встречающиеся на поверхности (обычно жгутиков) гамет; вещества, вовлеченные в процесс узнавания и слипания гамет противоположных знаков.

Агрегация — сближение отдельных амёб с образованием *псевдоплазмодия* у Dictyosteliomycota и Acrasiomycota.

Адельфопаразит — паразит, таксономически близкий своему хозяину.

Азигоспора — *зигоспора* у Zygomycota, развивающаяся партеногенетически; у порядка Glomerales — структура, развитие которой неизвестно.

Акинета — клетка нитчатых зеленых или синезеленых водорослей с утолщенной оболочкой, большим количеством запасных питательных веществ и пигментов. А. образуются из вегетативных клеток и служат, прежде всего, для переживания неблагоприятных условий. У синезеленых водорослей А. называют иногда «спорами», что неудачно, так как споры — прежде всего, структуры, предназначенные для увеличения численности и расселения.

Акразины — вещества, действующие как феромоны при агрегации амёб у Dictyosteliomycota; у *Dictyostelium discoideum* и близких видов это циклический АМФ.

Акронема — тонкий бичевидный вырост на конце жгутика у некоторых водорослей, куда заходят только две центральные микротрубочки.

Акропетальные цепочки — цепочки спор, самая молодая из которых находится на конце, дальнем от конидиогенной клетки (ср.: *Базипетальные цепочки*).

Аксиальный тип хлоропласта — тип, характеризующийся тем, что хлоропласт находится в центре клетки вдоль ее продольной оси.

Аксонема — цилиндр внутри жгутика эукариот, стенка которого построена из 9 пар микротрубочек, связанных между собой «ручками». В центре А. располагаются чаще всего 2 микротрубочки.

Аксоподии — постоянные щупальцевидные образования, местоположение, количество и размеры которых видоспецифичны.

Актин — белковые нити диаметром 8 нм, которые образуют микрофиламенты — компоненты цитоскелета, часто связанные с сократительными элементами.

Актиноморфная створка — створка диатомей, через которую можно провести три и более плоскости симметрии.

Алевриоконидия (алевриоспора) — толстостенная конидия, образующаяся на конце несущей ее гифы и способная переносить неблагоприятные условия; А. часто трактуют как мелкую терминальную *хламидоспору*.

Алевриоспора — см. Алевриоконидия.

Алкалифилы — водоросли, живущие в щелочных водах.

Аллопаразит — паразит, таксономически не связанный тесно с хозяином.

Аллофикоцианин — синий фикобилиновый пигмент синезеленых, красных и глаукоцистофитовых водорослей.

Альвеолы — у некоторых водорослей уплощенные пузырьки или мешочки, одетые мембраной, расположенные под плазмалеммой, в частности у динофитовых; у диатомей — удлиненная камера или одна из серии удлиненных камер, проходящих по осевой части створки к краю и открывающихся внутрь панциря большим отверстием с ареолированным наружным слоем.

Альгенаны — полимеры неветвящихся углеводов, устойчивые к разрушению, образующиеся в клеточной стенке некоторых водорослей.

Альгинаты — получаемые из бурых водорослей соли альгиновой кислоты.

Альгиновые кислоты — структурные полисахариды, входящие в состав клеточной стенки бурых водорослей. Их линейные молекулы построены из остатков β-D-маннуроновой и α-L-гулуроновой кислот, соединенных 1-4-гликозидными связями; включают блоки, состоящие из одной уроновой кислоты, а также участки с чередованием остатков обеих кислот.

Альгология — раздел ботаники, изучающий *водоросли* (в зарубежной литературе используется термин «фикология» — например, англ. — phycology).

Аматоксины — токсические циклопептиды, встречающиеся у некоторых *шляпочных грибов*; наиболее известны α-аманитин и β-аманитин.

Амёба — одноклеточная трофическая стадия у Myxomycota, Dictyosteliomycota и Acrasiomycota; у Myxomycota часто используется термин *миксамёба*.

Амебоидный (ризоподиальный) **тип структуры** — характерен для одноклеточных и колониальных водорослей, у которых отсутствуют прочные клеточные покровы и которые способны к амебоидному движению.

Амилоза — полисахарид, линейные молекулы которого построены из остатков α-D-глюкозы; компонент крахмала.

Амилопектин — полисахарид, многократно разветвленные молекулы которого построены из остатков α-D-глюкозы; компонент крахмала.

Амилопласт — бесцветная пластида из группы лейкопластов, синтезирующая и накапливающая крахмал.

Ампула — см. Глотка у эвгленовых.

Амфиесма — оболочка динофитовых водорослей, представленная совокупностью плазмалеммы, альвеол и микротрубочек.

Анаморфа (несовершенная стадия) — любая характерная структура (стадия) гриба, не относящаяся к половой стадии (*телеоморфе*). Чаще всего А. — бесполые (конидиальные) стадии аскомицетов. Однако в качестве А. могут выступать и другие структуры (напр., *склероции*). А. могут иметь собственные названия, однако они относятся только к этой стадии (ср.: *Телеоморфа*, *Голоморфа*).

Андроспора — спора, из которой у эдогониевых развивается мужской карликовый гаметофит.

Андроспорангий — спорангий, в котором формируются *андроспоры*.

Анизогамия — в широком смысле — половой процесс, при котором формируются морфологически неодинаковые гаметы; в узком смысле — см. Гетерогамия.

Аннелида — конидиогенная клетка, которая последовательно образует *конидии*. Обычно с образованием каждой новой конидии она удлиняется и имеет кольцевидные рубцы на внешнем слое стенки вблизи конидиогенного локуса.

Антенные пигменты — хлорофилл *a* и главные дополнительные пигменты, которые собирают свет при фотосинтезе.

Антеридий — мужской *гаметангий* у водорослей и некоторых грибов с оогамным половым процессом или донор ядер при *гаметангиогамии*.

Антеридиол — гормон, выделяемый женским талломом у оомицетов (например, *Achlya bisexualis*), который индуцирует образование *антеридиев* у мужского таллома (откуда название).

Антибиотики — вещества, образуемые живыми микроорганизмами (прежде всего, грибами и актиномицетами) и подавляющие развитие других микроорганизмов.

Апвеллинг — подъем более глубинных холодных вод к поверхности водоема; почти всегда связан с районами повышенной биологической продуктивности.

Апикальная клетка — верхушечная клетка.

Апикальные парафизы — см. Псевдопарафизы.

Апикальный аппарат — специальная сложная структура на вершине *сумки* у представителей Ascomycota. Для таксонов этого отдела характерны разные варианты А. а.

Апикальный рост — верхушечный рост, за счет деления апикальной (верхушечной) клетки.

Апикомплексы — группа паразитических простейших, в клетках которых находятся непигментированные пластиды.

Апланоспора — неподвижная *спора* у водорослей. Частные случаи А. — *автоспора* зеленых водорослей, *моноспора* красных водорослей, *тетраспора* диктиотовых бурых и многих красных водорослей.

Апотеций — один из типов *плодовых тел* (*аскокарпов*) *аскомицетов*. Чаще всего А. имеет вид блюдца или чашки, реже другого облика: в виде шляпки на

ножке, в виде черточек или звездочек и др. По верхней стороне А., вперемешку с *парафизами*, располагаются *сумки* в виде слоя — *гимения.*

Апофиза — расширение спорангиеносца непосредственно под спорангием у некоторых Zygomycota.

Апрессорий (аппрессорий, присоска) — орган для прикрепления паразитических грибов к субстрату. Обычно имеет вид сильно расширенного окончания гифы, от которого образуется инфекционный вырост.

Арагонит — орторомбические кристаллы карбоната кальция, откладывается у немалиевых красных водорослей.

Арбускул — у многих грибов, образующих *эндомикоризу*, — вырост гифы, идущей по межклетникам коры корня растения-хозяина внутрь клетки растения. А. состоит из тонких, обильно ветвящихся гиф; на определенном этапе А. переваривается клеткой хозяина.

Арбускулярная микориза — вариант *везикулярно-арбускулярной микоризы*, при котором развиты *арбускулы*, а *везикулы* отсутствуют или встречаются редко.

Ареола — 1) наиболее распространенный тип перфораций у диатомей; 2) у *лишайников* — небольшой участок слоевища, отделенный от других таких же участков трещиной.

Ареолированное слоевище — слоевище *лишайника*, разделенное на *ареолы.*

Артроконидии (артроспоры) — *таллические конидии*, на которые у некоторых грибов распадается конец *гифы*; и таким образом получается цепочка. А. быстро разделяются между собой.

Артроспоры — см. Артроконидии.

Архикарп — женский половой орган у Ascomycota. В типичном случае представляет собой структуру, состоящую из расширенной нижней (обычно многоядерной) клетки (*аскогона*) и удлиненной верхней клетки (*трихогины*), ядра в которой дегенерируют. Иногда для А. применяют термин «аскогон».

Аск — см. Сумка.

Аскогенная гифа — специальная гифа у Ascomycota, возникающая в результате *дикариотизации* (часто как вырост *аскогона*) и дающая начало одной или нескольким *сумкам.*

Аскогон — широкая округлая нижняя клетка (обычно многоядерная) *архикарпа.* Иногда термин А. применяют для всего архикарпа.

Аскокарп — см. Аскома.

Аскома — плодовое тело у Ascomycota.

Аскоспора (сумкоспора) — мейоспора у Ascomycota, образующаяся в *сумке.*

Аскострома — структура из гиф того или иного определенного для данного вида облика, сначала внутри гомогенная. В А. возникают половые органы и происходит половой процесс, в результате которого начинают формироваться *сумки* с *аскоспорами.* При этом в А. образуются полости за счет раздвигания или частичного разрушения гиф. Обычно формируются выводные отверстия, через которые из полостей могут освобождаться *аскоспоры.* Зрелые А. могут напоминать настоящие плодовые тела, чаще всего *перитеции* (тогда их называют псевдоперитеции, или псевдотеции).

Аспергиллёзы (аспергиллозы) — заболевания животных и человека, вызываемые различными видами формального рода *Aspergillus.*

Астаксантин — красный каротиноидный пигмент, образующийся у некоторых зеленых водорослей; также известен как гематохром.

Ауксиллярная генеративная клетка — у красных водорослей клетка, дающая нити *гонимобластов.*

Ауксиллярная клетка — в широком смысле — гаплоидная клетка, сливающаяся с оплодотворенным *карпогоном* без слияния ядер.

Ауксоспора — зигота у диатомовых водорослей. Первоначально не имеет характерного для этой группы водорослей кремнеземного панциря, который затем достраивает. Достигает размера крупной клетки, одевается панцирем и становится обычной вегетативной клеткой.

Ауксотрофы — организмы, не способные к самостоятельному синтезу какого-либо метаболита (витамина, аминокислоты и др.).

Афаноплазмодий — *плазмодий*, представляющий собой на ранних стадиях развития сеть из очень тонких прозрачных тяжей, которые четко не дифференцированы на экто- и эндоплазму и в которых цитоплазма не бывает грубозернистой; характерен для порядка Stemonitales.

Афлатоксины (название происходит от *Aspergillus flavus*) — токсины, образуемые некоторыми видами формального рода *Aspergillus*. Относятся к числу наиболее сильных канцерогенов, известных в настоящее время.

Ацидофилы — водоросли, живущие в кислых водах.

Багрянки — устаревшее название красных водорослей.

Багрянковый крахмал — запасной продукт красных водорослей, состоящий из α-1,4- и β-1,6-связанных остатков глюкозы.

Базальное тело (кинетосома) — внутриклеточная структура эукариот, лежащая в основании жгутиков и ресничек и служащая опорой для них. Состоит из 9 триплетов микротрубочек.

Базидиокарп — см. Базидиома.

Базидиола — один из вариантов стерильных элементов в *гимении* некоторых Basidiomycota; внешне напоминает незрелую *базидию.*

Базидиома — плодовое тело у Basidiomycota.

Базидиоспора — мейоспора у Basidiomycota, образующаяся на поверхности *базидии* после кариогамии и мейоза.

Базидия — структура у Basidiomycota, несущая на своей поверхности определенное число *базидиоспор* (чаще всего 4), которые образуются после кариогамии и мейоза.

Базипетальные цепочки — цепочки спор, последовательно образующихся от *конидиогенной клетки*, так что чем ближе они к ней, тем моложе (ср.: *Акропетальные цепочки*).

Бактериоцины — специфические белки, вырабатываемые некоторыми бактериями, в том числе цианобактериями, и подавляющие жизнедеятельность клеток других штаммов того же вида или родственных видов.

Баллистоспора — любая интенсивно отбрасываемая спора.

Белая (коррозионная) **гниль** — гниль, при которой целлюлоза, гемицеллюлоза и лигнин разлагаются примерно одинаково, а в некоторых случаях преобладает разрушение лигнина.

Бентос — совокупность организмов, обитающих на грунте и в грунте морских и континентальных водоемов.

Беоциты — *эндоспоры* у цианобактерий, образуются по несколько в клетке в результате дробления.

Билатеральная симметрия — двусторонняя симметрия.

Билипротеин — красный или синий пигмент, образованный протеином, который соединен с линейным тетрапирролом (хромофором) у красных, криптофитовых и синезеленых водорослей.

Биолюминесценция — видимое свечение живых организмов, связанное с процессами их жизнедеятельности и обусловленное ферментативным окислением особых веществ — люциферинов.

Биотрофный паразит (биотроф) — фитопатогенный гриб или микопаразит, питающийся за счет содержимого живой клетки хозяина. Многие Б.п. являются облигатными паразитами.

Биполярный гетероталлизм — см. Однофакторный гетероталлизм.

Биспорангий — *спорангий*, в котором у красных водорослей формируются две *мейоспоры*.

Битуникатная сумка — сумка с толстой оболочкой, состоящей из двух слоев. При созревании и соответственно увеличении тургорного давления внутри внешний, более жесткий слой может лопаться, а внутренний, более эластичный, — растягиваться, иногда довольно сильно, после чего происходит выбрасывание *аскоспор*. Характерна для класса Dothideomycetes (ср.: *Прототуникатная*, *Унитуникатная*, *Леканоровая сумка*).

Бластическая конидия — конидия, возникающая от узкого конца *конидиогенной клетки*, которая при этом практически сохраняет свою постоянную форму (ср.: *Таллическая конидия*).

Бластоконидия (бластоспора) — *конидия*, образующаяся путем почкования от *конидиогенной клетки*.

Бластоспора — см. Бластоконидия.

Борозда деления — впячивание плазмалеммы, идущее от периферии к центру клетки и приводящее к разделению клетки на две дочерние.

Брюшко — расширенная нижняя часть *карпогона* у красных водорослей.

Бурая (деструктивная) **гниль** — гниль древесины, при которой гриб разлагает в основном целлюлозу и гемицеллюлозу, но не лигнин; древесина становится бурой, очень ломкой и легко распадается на прямоугольные фрагменты (ср.: *Белая гниль*).

Вальва — см. Створка.

Вальвокопула — вставочный ободок, непосредственно примыкающий к *створке*.

Вегетативная несовместимость — гибель слившихся клеток двух штаммов грибов, гетероаллельных по генам вегетативной совместимости.

Вегетативные гифы (в плодовых телах некоторых Basidiomycota) — лишенные *септ гифы*. Среди В.г. различают *скелетные* и *связующие гифы* (ср.: *Генеративные гифы*).

Ведьмино кольцо — кольцо на поверхности почвы, образованное расположенными близко друг к другу плодовыми телами агарикоидных базидиомицетов; возникает по периферии мицелия, растущего от одного центра.

Велум — 1) у диатомей тонкий перфорированный слой, закрывающий *ареолу* с одной или обеих сторон; 2) у грибов — см. Покрывало.

Водно-воздушные грибы — водные *гифомицеты*, обитающие в медленно текущих и стоячих пресных, иногда морских водах. Конидии их часто разветв-

ленные, с выростами или плотно спирально закрученные, образующие внутри завитка полость.

Водоросли — сборная группа фотоавтотрофных организмов, вегетативное тело которых — *таллом*. Имеется (как и у высших растений) некоторое количество нефотосинтезирующих представителей.

Воздушный пузырь (пневматоциста) — у некоторых бурых водорослей вздутая структура на талломе, заполненная газом; служит для поддержания плавучести.

Волосок (у жгутика) — см. Мастигонема.

Вольва — остаток общего покрывала (см. Покрывало) в виде чашевидного влагалища у основания ножки некоторых шляпочных грибов.

Волютиновая гранула — см. Полифосфатное тело.

Воронина тельце — электронно-плотная, более или менее округлая белковая структура, встречающаяся в гифах многих Ascomycota. Обычно В. т. концентрируются вблизи *септ*.

Воронинская гифа — толстая гифа у некоторых Ascomycota, выполняющая функцию *архикарпа*.

Воспринимающая гифа у ржавчинных грибов — гифа, с которой сливается спермаций (пикниоспора). Функционально соответствует *трихогине*.

Вставочный ободок (копула) — элемент *поягскового ободка*, располагающийся проксимально к *створке*.

Вставочный рост — см. Интеркалярный рост.

Вторичная зооспора — у некоторых Saprolegniales (Oomycota) почковидная *зооспора* со жгутиками, прикрепленными сбоку (ср.: *Первичная зооспора*).

Вуаль — у динофитов псевдоподиальная мембрана, которая выходит из борозды вблизи жгутиковой поры и имеет вид ловчей сети, по размерам превышающей размер самой клетки.

Вырост с опорами — см. Фултопортула.

Газовый пузырек — см. Газовая везикула.

Газовая вакуоль (псевдовакуоль) — в клетках цианобактерий тельце округлой или неправильной формы, состоящее из газовых везикул.

Газовая везикула (газовый пузырек) — заполненная газом структурная единица газовой вакуоли, многогранная на поперечном сечении, оболочка которой состоит только из белков.

Газовый пузырек — см. Газовая везикула.

Гамета — половая клетка, способная сливаться с другой с образованием зиготы.

Гаметангиев контакт — вариант полового размножения, при котором два *гаметангия* вступают в контакт, но не сливаются. Мужские ядра мигрируют через пору или специальный вырост из мужского в женский гаметангий.

Гаметангиев копуляция — см. Гаметангиогамия.

Гаметангиев слияние — см. Гаметангиогамия.

Гаметангий — половой орган у растений и некоторых грибов, одно- или многоклеточная структура, где развиваются *гаметы*. У некоторых грибов Г. не дифференцируются на гаметы и происходит слияние их содержимого. Если гаметы дифференцированы на женские и мужские, то гаметангии носят названия *антеридии* (мужские Г.) и *оогонии* (женские Г.).

Гаметангиогамия (гаметангиев слияние) — половой процесс, при котором происходит слияние содержимого *гаметангиев*, не дифференцированных на гаметы.

Гаметогенез — развитие половых клеток (гамет).

Гаметофит — стадия в жизненном цикле, формирующая органы полового размножения.

Гаптонема — вырост, который расположен между жгутиками у примнезиофитов.

Гартига (Хартига) **сеть** — сеть из гиф в межклетниках коры корня у эктомикориз.

Гастеромицеты (гастероидные базидиомицеты) — сборная группа в пределах Basidiomycota, отличающаяся замкнутыми плодовыми телами, *базидиоспоры* из них освобождаются пассивно.

Гаусторий (гаустория) — вырост *гифы* у некоторых паразитических грибов, находящийся внутри живой клетки растения-хозяина. Через Г. питательные вещества клетки хозяина поступают в организм гриба. Г. встречаются также у некоторых *микобионтов* лишайников, где служат для поглощения питательных веществ из клеток *фотобионта*.

Геликоспора (геликоконидия) — изогнутая в виде спирали спора у многих водных грибов.

Гематохром — см. Астаксантин.

Гемицеллюлозы — группа полисахаридов, входящих вместе с целлюлозой в состав клеточной стенки. Наиболее распространены глюкуроноксиланы, глюкоманнаны, галактоглюкоманнаны, арабиногалактаны. Большинство из них имеет относительно невысокую степень полимеризации и менее упорядоченную по сравнению с целлюлозой структуру.

Гемма — *хламидоспора* неправильной формы.

Генеративные гифы (в плодовых телах некоторых Basidiomycota) — основные компоненты *базидиомы*; это тонкостенные септированные *гифы*, обильно ветвящиеся и способные давать начало *базидиям* (ср.: *Вегетативные гифы*).

Гетеробазидия — базидия, состоящая из нижней части (*гипобазидии*) и вырастающей над ней части (*эпибазидии*).

Гетерогамия (анизогамия) — тип полового процесса (частный случай *планогамии*), при котором гаметы различаются между собой (одна из них крупнее и менее подвижна, другая мельче и более подвижна). В широком смысле как частный случай Г. может рассматриваться *оогамия*. Однако практически под Г. понимают только такой половой процесс, при котором и мужские, и женские гаметы подвижны, но одни крупнее и менее подвижны (женские), другие — мельче и более подвижны (мужские). Такая Г. встречается главным образом у зеленых водорослей, а также известна у немногих бурых водорослей и немногих хитридиомицетов.

Гетерокариоз — ситуация, при которой в одном и том же талломе находятся генетически разнородные ядра.

Гетерококколит — тип *кокколита* разной формы или размера.

Гетероконтная клетка — подвижная клетка со жгутиками разной длины.

Гетеромерное слоевище — слоевище *лишайника*, в котором водоросли занимают определенный слой внутри; обычно дифференцировано также на кору и сердцевину (ср.: *Гомеомерное слоевище*).

Гетеропольные створки — у диатомей *зигоморфные створки* с разными концами.

Гетероталлизм — раздельнополость у многих грибов и водорослей, выраженная в физиологическом и генетическом различии полов без морфологических различий мужских и женских особей. Такие особи обозначают часто значками (+) («женские» особи) и (–) («мужские» особи); Г. часто понимается шире — как раздельнополость у всех растений.

Гетероталличные виды — виды, у которых при половом процессе слияние возможно только между гаметами из разных особей.

Гетероциста — специальная клетка у многих синезеленых водорослей, где происходит фиксация атмосферного азота. По Г. также часто происходит разрыв нитей на отдельные фрагменты (вегетативное размножение).

Гимений — спороносный слой, состоящий из фертильных элементов (*сумок* или *базидий*) и стерильных структур (*парафиз* и т.п.).

Гименомицеты — название, применяемое для Basidiomycota, у которых *базидии* образуются в *гимении*. В прежнее время Г. обычно трактовались как таксон того или иного ранга.

Гименофор — совокупность структур, на которых образуется *гимений*. Чаще всего это пластинки или трубочки.

Гипергалинный вид — вид, обитающий в условиях очень высокой солености.

Гипноспора — *апланоспора* с сильно утолщенной оболочкой, способная длительный срок находиться в состоянии покоя.

Гипобазидия — нижняя часть *гетеробазидии*, представляющая собой ее разросшуюся материнскую клетку.

Гипоконе — лежащая ниже пояска (поперечной борозды) часть клетки динофитов.

Гипотека — меньшая половинка панциря диатомей, состоит из *створки* (гиповальвы) и пояскового ободка (гипоцингулума).

Гипотеций — слой из переплетенных *гиф*, находящийся под *гимением* в *апотеции*.

Гипоцингулум (гипоцингулюм) — поясковый ободок *гипотеки*.

Гистеротеций — видоизмененный *апотеций*, представляющий собой узкий и длинный желоб, выстланный *гимением* и вскрывающийся продольной щелью.

Гистоны — щелочные ядерные белки; играют важную роль в упаковке ДНК, стабилизируя структурную организацию хроматина.

Гифа у водорослей — см. Гифы.

Гифа у грибов — структурная единица *таллома* (*мицелия*) у большинства видов; представляет собой ветвящуюся в большей или меньшей степени нить, чаще разделенную перегородками (септами).

Гифомицеты — грибы, образующие *конидии* на одиночных *конидиеносцах*, а также в *коремиях* и на *спородохиях*. Г. составляют один из крупных формальных таксонов несовершенных грибов (*дейтеромицетов*).

Гифоподий — небольшой вырост *гифы* у некоторых Ascomycota, служащий для прикрепления; может давать начало *конидиогенным клеткам* или *гаусториям*.

Гифы у водорослей — 1) у ламинариевых бурых водорослей — длинные клетки в сердцевине ; 2) у фукусовых бурых водорослей — обильно анастомо-

зирующие, рыхло расположенные нити, образующие тело *рецептакула*; 3) у некоторых красных водорослей — ризоидные нити.

Глазок (стигма) — 1) окрашенная структура, у одноклеточных и колониальных жгутиковых водорослей; участвует в процессе фоторецепции, состоит из липидных глобул, содержащих растворенные каротиноидные пигменты; 2) у диатомей Г. — пластинка кремнезема, обычно с утолщенным краем, пронизанная плотно расположенными порами.

Глеба — внутренняя, спороносная часть *базидиомы* у *гастеромицетов*.

Гликоген — разветвленный полисахарид, молекулы которого построены из остатков α-D-глюкозы.

Гликопептиды — см. Гликопротеиды.

Гликопротеиды (гликопротеины, гликопептиды) — сложные белки, содержащие углеводы; сложные полисахариды, состоящие из сахаров и аминокислот или пептидов.

Гликопротеины — см. Гликопротеиды.

Глотка (ампула) — впячивание на переднем конце клетки у эвгленовых и криптомонад.

Глубокие микозы — поражения грибами внутренних органов животных и человека (в частности, дыхательной системы).

Голобазидия — см. Холобазидия.

Головневая спора — см. Устоспора.

Гологамия (хологамия) — форма полового процесса у одноклеточных организмов, при котором происходит слияние двух особей, функционирующих как гаметы.

Голозойное питание — питание посредством захвата твердых пищевых частиц внутрь тела организма.

Голокарпные формы — см. Холокарпные формы.

Голококколит — тип *кокколитов*, образованных кристаллами одного типа.

Голоморфа (холоморфа) — совокупность всех возможных характерных форм (в основном, спороношений) гриба (ср.: *Анаморфа*, *Телеоморфа*).

Гомеомерное слоевище (гомеомерный таллом) — слоевище *лишайников*, в котором *фотобионт* более или менее равномерно распределен по всей толще.

Гомокариоз — состояние, при котором все ядра в талломе генетически однородны.

Гомокариотичный таллом — таллом, в котором все ядра генетически однородны.

Гомоталлизм — обоеполость у некоторых грибов и водорослей, при которой к слиянию способны гаметы, происходящие из одного таллома (из одной клетки).

Гомоталличные виды — виды, у которых при половом процессе сливаются гаметы из одного слоевища.

Гонидии — 1) у *лишайников* устаревшее название клеток водорослей (*фотобионта*), входящих в состав слоевища; 2) у водорослей — одноклеточные фрагменты нитей синезеленых водорослей, сохраняющие слизистые оболочки и служащие для размножения; клетки, которые при делении образуют дочерние колонии.

Гонимобласт — диплоидные клетки, которые формируют *карпоспорангии* у красных водорослей.

Гонимокарп — диплоидная стадия у красных водорослей, формирующая *карпоспоры*, развивающаяся на гаплоидном женском *гаметофите*.

Гормогоний — многоклеточный фрагмент нити синезеленых водорослей, служащий для размножения: нити распадаются на Г., каждый из которых становится новой особью. При наличии *гетероцист* распад нити на Г. часто происходит возле них.

Грана — в *хлоропластах* группа дисковидных *тилакоидов* (наподобие стопки монет), связанных друг с другом таким образом, что их полости оказываются непрерывными.

Грибница — см. Мицелий.

Грибоподобные организмы — см. Микоиды.

Двугубый вырост — см. Римопортула.

Двухфакторный (тетраполярный) **гетероталлизм** — тип половой совместимости, контролируемый двумя несцепленными локусами.

Дейтеромицеты (несовершенные грибы, митоспоровые грибы) — грибы с септированным *мицелием*, не имеющие полового спороношения или у которых половое размножение встречается редко или не доказано. Фактически Д. — совокупность *анаморф* аскомицетов, гораздо реже — базидиомицетов.

Дендрогифида (дендрогифидий) — разветвленная стерильная структура в *гимении* некоторых афиллофороидных базидиомицетов.

Дерматомикоз — грибная инфекция кожи животного или человека.

Деструктивная гниль — см. Бурая гниль.

Детрит — мелкие органические частицы (остатки разложившихся организмов), осевшие на дно водоемов или взвешенные в толще воды.

Диазотрофный организм — организм, способный к фиксации атмосферного азота.

Диаспора (в ботанике и микологии) — см. Пропагула.

Диатомит — см. Диатомовая земля.

Диатомовая земля (диатомит) — минерал, состоящий в основном из кремнеземных панцирей диатомей.

Дикарион — пара расположенных рядом друг с другом ядер, совместимых в половом отношении; оба ядра строго синхронно делятся. Д. может возникать при контакте разных мицелиев и внутри одного и того же мицелия.

Диктиоспора (муральная спора) — спора (*аскоспора*, *конидия*) с поперечными и продольными перегородками.

Димитическое плодовое тело — *базидиома*, состоящая как из *генеративных гиф*, так и из *связующих* или *скелетных гиф* (ср.: *Мономитическое*, *Тримитическое плодовое тело*).

Диморфизм — 1) Д. зооспор — у рода *Saprolegnia* способность зооспор сначала иметь грушевидную, а потом (после инцистирования) - почковидную форму; у видов других родов порядка Saprolegniales, где есть зооспоры, подавлена либо первая, либо вторая стадия; 2) мицелиально-дрожжевой Д. — способность гриба в одних условиях существовать в виде мицелия, а в других — в виде отдельных клеток (*дрожжей*).

Диноконтный — способ расположения жгутиков у динофитов, когда один из них лежит в поперечной борозде, а другой в продольной.

Диноспора — *зооспора* динофитов.

Диноспорин — устойчивое к разрушению вещество, откладывающееся на поверхности клеток некоторых динофлагеллат и их цист.

Дипланетизм — способность *зооспор* через некоторое время после выхода из *зооспорангия* инцистироваться с последующим выходом в виде подвижной стадии; характерен для видов рода *Saprolegnia* (понятие Д. иногда неправильно отождествляется с *диморфизмом* 1).

Дискомицеты — название, применяемое для грибов с *апотециями*. В старых системах Д. часто рассматривались как определенный таксон, однако в настоящее время установлено, что это полифилетичная группа.

Диффузный рост — тип роста, когда большинство клеток таллома способны к делению и отсутствует локализованное место деления клеток.

Дихогифида (дихогифидий) — структура типа *дендрогифиды*, но с выраженным дихотомическим ветвлением.

Долипора — см. Долипоровая септа.

Долипоровая септа — поперечная перегородка в *гифе* с центральной порой (долипорой), края которой расширены, в результате образуется структура типа цилиндра без оснований. С обеих сторон к *долипоре* примыкают перфорированные мембранные структуры — *парентосомы*. Д.с. характерны для многих Basidiomycota.

Дополнительный пигмент — пигмент, который поглощает световую энергию и переносит ее в реакционный центр хлорофилла *а* для использования в фотосинтезе.

Дорсовентральное строение — строение *таллома*, когда можно выделить вентральную (брюшную — нижнюю, обращенную к субстрату) и дорсальную (спинную — верхнюю) стороны.

Дрожжи — жизненная форма грибов, представленная отдельными почкующимися или делящимися клетками. Некоторые грибы постоянно существуют как Д., другие — только при определенных условиях (см. Мицелиально-дрожжевой диморфизм).

Жертвенные клетки (некридии) — клетки, погибающие в трихоме цианобактерий, в результате чего образуется *гормогоний* из части трихома.

Закрытый митоз — митоз, на протяжении которого остается интактной ядерная оболочка.

Замор — массовая гибель водных животных в результате значительного уменьшения количества растворенного в воде кислорода (до 5—30 % нормального насыщения) или появления в воде ядовитых веществ (при массовой гибели обильно развившихся организмов, например планктонных водорослей, при наличии токсических организмов или сбросе ядовитых промышленных отходов или ядохимикатов). З. может возникать также при массовом развитии водорослей («цветение» воды) к концу периода вегетации (в зоне умеренного климата — к осени), когда интенсивность фотосинтеза резко падает, а интенсивность дыхания растений остается примерно на прежнем уровне, так что они начинают конкурировать с животными за кислород.

Заросток (проталлий) — половое поколение (*гаметофит*) у некоторых *водорослей* (например, видов рода *Laminaria* из бурых водорослей). Представляет

собой маленькое растеньице (иногда состоящее всего из нескольких клеток), внешне совершенно непохожее на основное растение (*спорофит*). На З. развиваются половые органы.

Зеленый снег — окрашивание снега в зеленый цвет в результате массового развития на его поверхности некоторых зеленых водорослей (представителей родов *Chlamydomonas*, *Raphidonema* и др.).

Зигоморфная створка — у диатомей створка, через которую можно провести не более двух плоскостей симметрии.

Зигоспора — покоящаяся спора у Zygomycota после полового процесса. З. можно называть и аналогичную структуру у некоторых Chytridiomycota (например, *Polyphagus*).

Зигофоры (суспензоры, подвески) — концы *гиф* у Zygomycota, несущие зиготу (зигоспору).

Зоид (зооид) — общее название для имеющих жгутики структур — *зооспор* и *гамет* — у водорослей и грибов.

Зооспора — спора, подвижная за счет наличия жгутиков (чаще всего двух). З. встречаются у большинства *водорослей* и некоторых *грибов*. Служат для бесполого (спорового) размножения и расселения.

Зооспорангий — одноклеточный орган бесполого (спорового) размножения у большинства водорослей и некоторых грибов, в котором образуются *зооспоры*. Может возникать из обычных вегетативных клеток или формироваться из специальных клеток. У одноклеточных форм (например, *Chlamydomonas*) в З. превращается вся особь.

Изидий — небольшой вырост на слоевище лишайников, содержащий как гифы гриба, так и клетки водоросли. И. отламывается и переносится на расстояние, таким путем происходят вегетативное размножение и расселение.

Изогамия — тип полового процесса, при котором сливающиеся гаметы не различаются морфологически.

Изоконтная клетка — клетка со жгутиками одинаковой длины.

Изопольные створки — у диатомей *зигоморфные створки* с одинаковыми концами.

Инголдовы грибы (Ingoldian fungi — по имени англ. ученого С. Инголда — C. Ingold) — водные *гифомицеты*, обычно обитающие на погруженных в воду листьях и другом растительном субстрате и отличающиеся *конидиями* с выростами или разветвленными.

Иноперкулятные *спорангий* или *сумка* — не вскрывающиеся специальной крышечкой (operculum) правильной формы.

Интеркалярный рост (вставочный рост) — рост организма в длину посредством деления клеток ниже верхушки.

Кальцит — ромбоэдрические кристаллы карбоната кальция, откладываются у кораллиновых красных водорослей.

Каналовидный шов — трубка, проходящая в стенке *створки* и более или менее выступающая на ее поверхности. На наружной поверхности трубки расположена щель, на внутренней — щель, сопровождающаяся слабо разветвленными ребрами, что можно видеть через отверстия в стенке канала.

Капиллиций — стерильные нитевидные структуры, служащие для разрыхления споровой массы. У Myxomycota К. возникает из специальных вакуолей, а у *гастеромицетов* — из толстостенных *скелетных гиф.*

Капсула — внеклеточная слизь у *водорослей.*

Карбоксисома — многоугольная структура в клетках цианобактерий, которая содержит фермент *Рубиско* и карбоангидразу.

Кариогамия — слияние ядер.

Кариокинез — деление клеточного ядра.

Каротиноиды — желтые, оранжевые, красные жирорастворимые пигменты, по химической природе полиненасыщенные углеводороды терпенового ряда — *каротины* и *ксантофиллы.*

Каротины — оранжево-желтые пигменты из группы *каротиноидов*, по химической природе изопреноидные углеводороды, содержащие 40 атомов углерода (тетратерпены).

Карпогон — одноклеточный женский половой орган (*оогоний*) у красных водорослей. У более примитивных форм представляет собой округлую или овальную клетку, иногда вытянутую в небольшой носик. У более высокоорганизованных форм К. дифференцирован на нижнюю расширенную (*брюшко*) и верхнюю удлиненную (*трихогина*) части.

Карпогонная ветвь — короткая клеточная нить, конечная клетка которой развивается в *карпогон.*

Карпоспора — особая диплоидная спора у красных водорослей, образующаяся в *карпоспорангии* и дающая начало *спорофиту.*

Карпоспорангий — образующий *карпоспоры* спорангий, развивающийся у красных водорослей непосредственно из зиготы или на *гонимобластах.*

Карпоспорофит — см. Гонимокарп.

Каррагинан — полисахарид красных водорослей, близкий к *агару*, но для образования гелей требующийся в более высокой концентрации.

Киль — у диатомей гребневидное утолщение *створки.*

Кинетосома — см. Базальное тело.

Клейстотеций — полностью замкнутое, обычно более или менее округлое плодовое тело у некоторых Ascomycota. Принципиально различаются два типа К.: 1) с беспорядочным расположением *сумок* внутри и пассивным освобождением *аскоспор* (как у Eurotiomycetes); 2) с упорядоченным расположением сумок (иногда сумка может быть только одна) и активным освобождением аскоспор (у Erysiphomycetes).

Клеточная оболочка — см. Клеточная стенка.

Клеточная пластинка — плоское образование в виде пластинки, состоящее из везикул, содержащих материал клеточной стенки, которое развивается во время деления клетки и дает новую поперечную стенку при слиянии везикул.

Клеточная стенка растений и ряда *водорослей* (клеточная оболочка) — структурное образование по периферии клетки (за пределами клеточной мембраны), придающее ей прочность, сохраняющее форму клетки и защищающее протопласт. Состоит из каркаса (высокополимерные углеводы) и аморфного матрикса (гемицеллюлозы и пектины).

Клеточные слизевики — обобщающее название для организмов, имеющих *псевдоплазмодий.* Раньше рассматривались как таксон (класс Acrasiomycetes с

порядками Acrasiales и Dictyosteliales); в настоящее время показано, что акразиевые и диктиостелиевые (обычно трактуемые в ранге отделов) не родственны друг другу и сходство их чисто конвергентное.

Коккоидный тип структуры — тип структуры, характерный для одноклеточных и колониальных *водорослей*, у которых клетки не имеют жгутиков, но имеют жесткую *клеточную стенку.*

Кокколит — кальцинированная чешуйка (или пластинка), откладывающаяся поверх плазмалеммы у кокколитофорид.

Коккосфера — совокупность *кокколитов*, образующих соединенное наружное покрытие клеток кокколитофорид.

Колония — 1) у грибов — налет *мицелия* или дрожжевых клеток, разрастающийся от одного центра (места посева) в культуре; К. сможет развиваться от одной-единственной клетки; 2) у *водорослей* — тем или иным образом сгруппированные клетки. К. могут быть достаточно прочными или же легко распадаться. Как частный случай К. может рассматриваться *ценобий.* У цианобактерий К. могут формироваться из нитей (как, например, у видов родов *Nostoc* или *Gloeocapsa*).

Колонка — стерильная структура внутри спорангия; часто представляет собой вырост спорангиеносца.

Кольцо — остаток *частного покрывала* на ножке у некоторых *шляпочных грибов.*

Конидиеносец — в той или иной мере видоизмененная часть *мицелия* у грибов, на которой образуются *конидии.* К. могут быть хорошо развитыми или мало дифференцированными, простыми или разветвленными. Обычно вертикально приподнимаются над мицелием. К. могут развиваться поодиночке или формироваться в *конидиомах.*

Конидиогенная клетка — специальная клетка определенного облика, реже просто клетка *гифы*, на которой формируются *конидии.*

Конидиома — специальная структура, где формируются *конидии.* Различные типы К. — *коремии*, *ложа*, *пикниды*, *спородохии.*

Конидия (конидий) — одетая оболочкой, не имеющая жгутиков спора бесполого размножения у грибов, возникающая не внутри специального вместилища (спорангия), а обычно от специальных видоизмененных частей *мицелия* — *конидиеносцев*, и гораздо реже непосредственно от мицелия. К. распространяются ветром, водой, насекомыми и т.д. При прорастании К. дают ростковую трубку, а затем гифу. По типу К. могут образовываться *спермации.*

Контакт гаметангиев — см. Гаметангиев контакт.

Конхоспора — у некоторых красных водорослей спора, развивающаяся в конхоспорангии, при прорастании которой формируется *гаметофит.* С их образованием или прорастанием связано место редукционного деления.

Концептакул — полость в *талломе*, где формируются репродуктивные органы.

Конъюгация (у водорослей) — форма полового процесса, отличающаяся слиянием содержимого двух вегетативных клеток, не дифференцированного на специальные *гаметы.* По аналогии с некоторыми грибами (особенно зигомицетами) К. иногда называют еще *зигогамия.*

Копула — см. Вставочный ободок.

Копуляция гаметангиев — см. Гаметангиев слияние.

Коремия (коремий) — плотный пучок *конидиеносцев*. Иногда К. являются закономерной структурой, характерной для данного вида, а иногда возникают при определенных условиях.

Коррозионная гниль — см. Белая гниль.

Красные приливы — явление массового развития («цветения») некоторых токсичных Dinophyta в морях, в результате чего может происходить массовое отравление моллюсков, рыб и многих других морских обитателей, часто вплоть до гибели, а также отравление питающихся ими морских птиц и человека.

Крестообразное деление — митотическое деление ядра у некоторых видов Plasmodiophoromycota, при котором наблюдается уникальная картина: ядрышко сохраняется некоторое время, удлиняется и окружается кольцом из хромосом, так что получается фигура, напоминающая крест.

Криптостомы — ямки у бурых водорослей, из которых растут феофициновые волоски.

Крыло — у диатомей крыловидный вырост, окружающий *створки* по краю.

Крючок — изгиб на конце *аскогенной гифы*, возникающий перед образованием *сумки* у многих Ascomycota. Колено К. отделяется перегородками от остальной гифы и окончания и после происходящих в нем кариогамии двух ядер *дикариона* и мейоза превращается в сумку.

Ксантофиллы — пигменты из группы *каротиноидов*, окисленные производные каротинов.

Кульминация — стадия в жизненном цикле представителей Dictyosteliomycota, начинающаяся с прекращения миграции *псевдоплазмодия* и заканчивающаяся образованием спороношения.

Кустистое слоевище (кустистый таллом) — прямостоячее или свисающее вниз слоевище *лишайников*, часто обильно ветвящееся и имеющее вид кустика или деревца. К.с. чаще в сечении округлое, реже уплощенное.

Кутикула — дополнительный плотный покров на поверхности оболочки ряда видов зеленых, красных и бурых водорослей, состоящий из кутина.

Ламинарин — см. Хризоламинарин.

Лейкозин — см. Хризоламинарин.

Лейкопласты — бесцветные пластиды в клетках растений и некоторых водорослей, различающиеся формой и функциями.

Леканоровая (фисситуникатная) **сумка** — тип сумки у большинства *микобионтов лишайников*. Здесь, как и у *битуникатных* сумок, хорошо выражены два слоя, но они не отделимы друг от друга. Внутренний слой (эндотуника), более толстый, особенно утолщен на вершине. В нем может находиться особая внутренняя структура — так называемое осевое тельце (см. рис. 114, *А*, *3*). Оно отличается менее интенсивной амилоидной реакцией с йодом. При вскрытии сумки наружный слой (экзотуника) лопается, а внутренний слой и осевое тельце растягиваются и выдаются наружу в виде клюва.

Лизосома — окруженный одинарной мембраной пузырек, содержащий как в матриксе, так и в мембране набор гидролитических ферментов. При слиянии лизосом с фагосомами возникают вторичные лизосомы или пищеварительные вакуоли.

Листоватое слоевище (листоватый таллом) — слоевище *лишайников*, имеющее вид более или менее цельных или рассеченных на лопасти пластинок, распростертых по субстрату.

Литораль — приливно-отливная зона моря, периодически заливаемая водой; в пресных озерах — занятая макрофитами наиболее богатая жизнью прибрежная зона до глубины 5—7 м.

Лихеноиндикация — определение загрязнения окружающей среды по состоянию *лишайников.*

Лихенометрия — определение возраста субстрата по степени развития на нем слоевищ *лишайников.* Используется, например, для датировки постройки деревянных зданий и для определения времени, прошедшего после схождения последней лавины.

Лишайник — комплексный организм, состоящий из гриба (*микобионта*) и фотоавтотрофного компонента (*фотобионта*) — зеленой или синезеленой (как исключение охрофитной) водоросли. Научное название Л. совпадает с названием микобионта: в значительной степени в основу классификации Л. кладутся особенности микобионта. Подавляющее большинство Л. составляют класс Lecanoromycetes в отделе Ascomycota.

Лишайниковые кислоты — органические соединения, образуемые *микобионтами лишайников.*

Лобоподии — широкие, с закругленными концами выпячивания цитоплазмы.

Ложе — сплетение *гиф*, на котором палисадным слоем располагаются короткие *конидиеносцы.* У фитопатогенных грибов Л. закладываются внутри ткани растения-хозяина и затем разрывают их.

Ложноножка — см. Псевдоподия.

Ложный склероций — см. Псевдосклероций.

Локула — 1) у диатомей — *ареола*, заметно суженная к одной из поверхностей *створки*; 2) у грибов — полость, образующаяся при развитии *сумок* в *стромах* у *локулоаскомицетов.*

Локулоаскомицеты — представители отдела Ascomycota, у которых *сумки* развиваются в *аскостромах.* Раньше трактовались как таксон; в настоящее время эта группа считается полифилетической. Основная часть Л. составляет класс Dothideomycetes.

Ломасома — мембранная структура, расположенная между *клеточной стенкой* и плазматической мембраной. Она наблюдается при химической фиксации в трансмиссионном электронном микроскопе; некоторые авторы считают, что Л. — артефакт, возникающий в результате фиксации.

Люциферазы — ферменты класса оксидоредуктаз, катализируют окисление люциферинов в процессе биолюминесценции.

Люциферин — вещество, отвечающее за люминесценцию.

Мазедий (мацедий) — порошковидная масса, состоящая из спор и остатков парафиз; остается после того, как сумки в зрелости разрушаются (см. рис. 165, *Б*, *1*). М. характерен для *лишайников* из порядка Caliciales.

Макрандровые виды эдогониевых — виды, у которых не образуется мужской карликовый *гаметофит* (*наннандрий*).

Макроконидия — крупная *конидия* у некоторых грибов (например, многих видов формального рода *Fusarium*), резко отличающаяся по размеру и облику от мелких *микроконидий*.

Макропланктон — планктон, размер организмов которого более 75 мкм.

Маннаны — запасные и опорные полисахариды растений, состоящие из остатков маннозы.

Маннит — шестиатомный алифатический спирт, при окислении дает маннозу и фруктозу.

Мастигонема (волосок) — вырост *жгутика*. М. могут быть очень незначительными, различимыми только с помощью электронного микроскопа, или относительно крупными. Для Ochrophyta, у *зоидов* которых обычно имеется два жгутика, характерно наличие у одного из них довольно крупных М., расположенных двумя рядами по разные стороны жгутика (оппозитно), причем каждая М. состоит из трех частей: расширенного основания, средней части (ствола) и одного или нескольких узких окончаний.

Мезохитон — средняя оболочка *оогония* фукусовых.

Мейоспора — спора, образующаяся путем мейоза.

Мейоспорангий — спорангий, в котором формируются *мейоспоры*.

Мельцера реактив — раствор, содержащий йод, йодистый калий и хлоралгидрат; одни структуры он окрашивает в красный цвет (декстриноидная реакция), другие — в различные оттенки от пурпурного до сине-зеленого (амилоидная реакция); в некоторых группах грибов реакция с М.р. служит важным таксономическим и диагностическим признаком.

Мероспорангий — спорангий удлиненной формы у некоторых Zygomycota (например, видов рода *Piptocephalis*), в котором споры расположены в один ряд; при созревании распадается на отдельные односпоровые участки.

Метабазидия — часть *базидии*, где происходит мейоз; у некоторых Basidiomycota М. называют также промицелий.

Метаболия — изменчивость формы тела.

Метацентрический митоз — митоз, при котором центриоли во время метафазы расположены в области метафазной пластинки, а не на полюсах веретена.

Микобионт — грибной компонент лишайника.

Микоз — вызываемое каким-либо грибом заболевание животного или человека. Различают *дерматомикозы* (поражения кожи) и *глубокие микозы* (поражения внутренних органов, в частности дыхательной системы).

Микоиды (грибоподобные организмы) — организмы, не родственные грибам, но имеющие некоторое внешнее сходство с ними и раньше к ним относимые. Под М. понимают обычно Acrasiomycota, Myxomycota, Plasmodiophoromycota, Oomycota и Labyrinthulomycota.

Микопаразит — гриб, паразитирующий на другом грибе; М. могут быть как *некротрофами*, так и *биотрофами*.

Микориза — симбиотическое образование, в состав которого входит корень высшего растения и *мицелий* гриба. М. могут сильно различаться по особенностям строения и характеру взаимоотношений партнеров.

Микотоксин — токсическое вещество, образуемое тем или иным грибом.

Микроконидия — мелкая *конидия* (в отличие от *макроконидии*); иногда может функционировать как *спермаций*.

Микротрубочка — полая цилиндрическая структура клеток эукариот, диаметром около 24 нм, состоящая в основном из белка тубулина. Входит в состав веретена деления, ресничек, жгутиков, базальных тел, центриолей и др. Способна к самосборке и распаду в клетке.

Микрофиламенты — нити белка актина немышечной природы в цитоплазме эукариотных клеток. в меньших количествах входят и другие сократительные и специальные белки.

Миксамёба — амебоидная клетка у *слизевиков*.

Миксотрофный организм — организм, способный сочетать одновременно различные типы питания.

Миксофициновый крахмал — запасной продукт цианобактерий, близкий к *гликогену*.

Миозин — сократительный белок, состоит из двух полипептидных цепей, скрученных в спираль, вместе с актином образует актомиозин — основной белок сократительной системы. Входит в состав сократительных структур эукариотных клеток.

Митоспора — спора, возникающая путем митоза.

Митоспорангий — спорангий, в котором формируются *митоспоры*.

Митоспоровые грибы — см. Дейтеромицеты.

Мицелиально-дрожжевой диморфизм — способность некоторых грибов в одних условиях существовать в виде мицелия, а в других — в виде отдельных клеток (*дрожжей*).

Мицелиальный тяж — см. Тяж мицелиальный.

Мицелий (грибница) — совокупность *гиф*, образующих вегетативное тело (*таллом*) гриба.

Мицетизм — отравление плодовыми телами грибов при употреблении их в пищу.

Многогнездный спорангий или гаметангий — структура, в которой перед образованием *зооспор* или *гамет* содержимое делится тонкими перегородками на камеры, в которых оказываются заключенными по одному ядру с участком цитоплазмы. В каждой камере развивается по одной, реже две, *гаметы* или *зооспоры*.

Многоосевой (фонтанный) **тип строения** — тип строения у бурых и красных водорослей, когда от основания поднимается вверх сразу пучок однорядных нитей.

Многослойная структура — сложно устроенная структура у *водорослей* с асимметричной корешковой системой жгутиков, состоящая из слоя тесно расположенных микротрубочек, под которым расположены слои микрофиламентов, а в основании лежит электронно-плотная пластинка.

Монадный тип структуры — тип структуры, характерный для одноклеточных и колониальных *водорослей*, у которых клетки имеют жгутики, обеспечивающие их активное движение. Многие монадные водоросли — типичные планктонные организмы.

Мономитическое плодовое тело — *базидиома*, состоящая только из *генеративных гиф* (ср.: *Димитическое*, *Тримитическое* плодовое тело).

Моноподиальное ветвление — ветвление, при котором главная ось не прекращает роста и образует ниже своей точки роста боковые ветви.

Моноспора — спора, образующаяся по одной в спорангии (термин обычно используется только для красных водорослей).

Моноспорангий — *спорангий*, в котором формируются *моноспоры* у красных водорослей.

Моноцентрическая форма — *таллом*, дающий начало только одной репродуктивной структуре (спорангию, гаметангию) или покоящейся споре и после этого прекращающий свое существование.

Мукопептиды — полисахариды клеточной стенки цианобактерий, состоящие из сахаров и аминокислот.

Мукопептиды — см. Пептидогликаны.

Мукополисахариды — полисахариды, содержащие аминосахара или их производные.

Муральная спора — см. Диктиоспора.

Муреины — см. Пептидогликаны.

Накипное (корковое) **слоевище** (накипный таллом) — слоевище *лишайников*, полностью в виде корки плотно прирастающее к субстрату и не отделимое от него.

Неклеточный мицелий — см. Ценоцитный мицелий.

Некридии — см. Жертвенные клетки.

Некротрофный паразит (некротроф) — патогенный гриб, питающийся содержимым предварительно убиваемых клеток хозяина. Н.п. часто являются факультативными паразитами.

Нематеций — специальное образование на поверхности таллома красных водорослей, имеющий вид небольших подушечек или горбиков, в которых развиваются репродуктивные структуры.

Неритовая зона — см. Шельф.

Несовершенная стадия — см. Анаморфа.

Несовершенные грибы — см. Дейтеромицеты.

Несущая клетка (базальная клетка) — клетка, от которой отходит *карпогонная ветвь.*

Нити гонимобласта — у красных водорослей специальные нити, несущие *карпоспорангии.*

Нуклеоморфа — предковое ядро эндосимбионта, сохранившееся в перипластидном пространстве у криптофитов и хлорарахниофитов.

Оболочка — термин, используемый для таких структур, как плазмалемма, *пелликула*, *перипласт*, *клеточная стенка*, *чехол*, желатиновое покрытие.

Облигатный паразит — организм, не способный развиваться в природе без хозяина. Некоторые О.п. можно выращивать в культуре на питательных средах без хозяина.

Общее покрывало — см. Покрывало.

Одногнездный спорангий — *мейоспорангий* у бурых водорослей.

Одноосевой тип строения — тип строения у бурых и красных водорослей, когда от основания поднимается вверх одна нить, а от нее ответвляются другие нити.

Однофакторный (биполярный) **гетероталлизм** — *гетероталлизм*, определяемый гетероаллельностью одного локуса.

Однохозяинность — способность какого-либо ржавчинного гриба проходить весь жизненный цикл на одном круге видов растений-хозяев (ср.: *Разнохозяинность*).

Олений мох — бытовое название лишайников из рода *Cladonia*, главным образом, из секции *Cladinae*.

Онколиты — сходные по происхождению со *строматолитами*, но округлые образования, иногда очень мелкие.

Ооблаcт (ообластемная нить, соединительная нить) — нить, отходящая от оплодотворенного *карпогона* (зиготы), которая сливается с *ауксиллярной клеткой*.

Ообластемная нить — см. Ообласт.

Оогамия — тип полового процесса, при котором сливаются крупная неподвижная женская гамета (яйцеклетка) и менее крупная обычно подвижная (реже безжгутиковая) мужская гамета (сперматозоид).

Оогоний — у *водорослей* и грибов одноклеточный женский половой орган, в котором формируется яйцеклетка.

Ооспора — покоящаяся спора, образующаяся после оплодотворения при оогамном половом процессе (оогамии).

Оперкулятные спорангий или *сумка* — структуры, вскрывающиеся специальной крышечкой (operculum) правильной формы.

Открытый митоз — митоз, при котором дезинтегрируется ядерная оболочка.

Пальмеллоидный тип структуры — тип структуры *водорослей*, сочетающий неподвижный образ жизни с наличием клеточных органелл, свойственных монадным организмам: сократительных вакуолей, *глазка*, жгутиков или их производных.

Панцирь — кремнеземная *клеточная стенка* диатомей; оболочка у некоторых динофитов.

Папилла — мелкий бородавчатый вырост на талломе красных водорослей.

Парабазальное тело — вздутие у основания жгутиков, в котором расположен фоторецептор у ряда *водорослей*.

Параксиальный тяж — белковый тяж, расположенный между *аксонемой* и жгутиковой мембраной и идущий вдоль жгутика.

Парамилон — запасной полисахарид, состоящий из β-1,3-связанных молекул глюкозы.

Параплектенхима (псевдоплектенхима) — *плектенхима*, клетки которой на срезе выглядят примерно изодиаметрическими, как в паренхиме высших растений.

Парасексуальный процесс — аналог полового процесса у грибов. При переходе (через анастомоз) ядер из одного *мицелия* в другой, собственные ядра в котором генетически им не идентичны, возникает гетерокариоз (разноядерность). Такие генетически различные ядра могут иногда сливаться в диплоидное ядро, которое потом может делиться митотически, и митозы могут повторяться неоднократно. Иногда диплоидные ядра переходят в *конидии*, дающие начало диплоидному мицелию. Эти ядра обычно нестабильны и переходят к гаплоидному состоянию без мейоза — амитотически, путем постепенного удаления (элиминации) части хромосом. При делении диплоидных ядер может происходить митотический кроссинговер.

Парасексуальный цикл — цикл у грибов, при котором происходят *плазмогамия* (обычно в результате анастомоза между мицелиями), *кариогамия* (слияние несестринских ядер), гаплоидизация и митотический кроссинговер.

Параспорангий — спорангий у красных водорослей, в котором формируется больше одной споры бесполого размножения.

Парафиза — стерильная структура между *сумками* у Ascomycota. У Basidiomycota термин П. обычно не применяется, а стерильные структуры между *базидиями* имеют разные названия в зависимости от своего происхождения и функции.

Парафизоиды — см. Псевдопарафизы.

Парентосома — см. Долипоровая септа.

Париетальный — пристеночный.

Партеногенез — одна из форм полового размножения организмов, при которой женские половые клетки развиваются без оплодотворения.

Пектины — кислые полисахариды, присутствующие у некоторых групп *водорослей* в клеточной стенке, склонные к образованию гелей. Основа молекул — цепи из 1-4-связанных остатков α-D-галактуроновой кислоты или ее метилового эфира, часто содержащие боковые цепочки, построенные из остатков нейтральных моносахаридов (D-галактозы, L-арабинозы, D-ксилозы, L-рамнозы).

Пелагиаль — толща воды (от поверхности до дна), населенная живыми организмами — *планктоном*, *нектоном*, *плейстоном*, *нейстоном.*

Пелликула — оболочка эвгленовых, представляющая собой совокупность плазмалеммы и расположенных под ней белковых полос, микротрубочек и цистерн ЭПС.

Пептидогликаны (мурсины, мукопептиды) — опорные полимеры клеточной стенки бактерий, имеющие сетчатую структуру и образующие жесткий наружный каркас бактериальной клетки. Состоят из протяженных полисахаридных цепей с поперечными сшивками из относительно коротких пептидных мостиков.

Первичная зооспора — у некоторых Saprolegniales (Oomycota) выходящая из *зооспорангия зооспора* грушевидной формы со жгутиками на переднем конце (ср.: *Вторичная зооспора*).

Переходная зона — часть жгутика от верхнего конца базального тела до основания центральных микротрубочек *аксонемы*, а также структуры, расположенные вокруг этого основания.

Перидий — внешний покров спороносной структуры.

Перидиоль (перидиола) — небольшое тельце в зрелой *базидиоме* видов порядка Nidulariales. П. располагаются во вскрывшемся *перидии* свободно или прикреплены к стенкам его шнуром (funiculus). Внутренняя стенка П. выстлана неправильно расположенным *гимением.* П. выпадают из базидиомы целиком, и споры освобождаются лишь после разрушения их оболочек.

Периплазма — слой цитоплазмы, окружающий яйцеклетку (оосферу) у некоторых Oomycota.

Перипласт — оболочка криптофитов, представляющая собой совокупность плазмалеммы, выше и ниже которой расположены белковые пластины или чехлы.

Перистый жгутик — *жгутик*, несущий волоски (*мастигонемы*) на своей мембране.

Перитеций — *аскома* у некоторых Ascomycota. Имеет обычно грушевидную форму. На вершине имеется выводное отверстие, служащее для выхода

аскоспор, которые обычно выбрасываются активно. П. могут развиваться на мицелии поодиночке или быть погруженными в специальное образование из гиф — *строму*.

Перифитон — совокупность организмов, живущих на предметах, находящихся в воде.

Перицентральная клетка — маленькая клетка, формирующаяся около центральной оси.

Перфорации — система отверстий различного строения, расположенных на створках панциря диатомей, через которую происходит связь протопласта с внешней средой.

Пикнида — *конидиома*, представляющая собой полузамкнутое тело (часто внешне очень сходное с *перитецием*). Развивающиеся внутри П. *конидии* могут выполнять функцию *спермациев*. У ржавчинных грибов П. обычно называют пикнии, а у лишайников — пикнидии.

Пикнидиоспора — *конидия*, образующаяся в *пикниде* (пикнидии, пикнии). У ржавчинных грибов П. в настоящее время чаще называют *пикниоспоры*.

Пикопланктон — *планктон*, состоящий из бактерий и эукариотных водорослей, диаметр клеток которых от 0,2 до 2 мкм.

Пиреноид — структура (органелла) в клетках многих *водорослей*. Число П. в клетке может быть различным — от одного до многих. П. представляет собой бесцветное плотное образование белковой природы, имеет округлые или угловатые очертания. П. расположены внутри *хлоропласта* и вне его. Считается, что основная функция П. — концентрация фермента рибулезобисфосфаткарбоксилазыоксигеназы (Рубико) для распределения ее между дочерними клетками и транспорта в места активного функционирования в хлоропласте. У зеленых водорослей, кроме того, П. служит центром отложения запасного вещества — крахмала.

Пиреномицеты — традиционное название для аскомицетов, имеющих *перитеции*. В значительной мере понятие П. соответствует классу Sordariomycetes. Иногда к П. относили и аскомицеты с *псевдоперитециями*.

Плазмогамия — слияние цитоплазмы *гамет* при половом процессе.

Планктон — совокупность организмов, населяющих толщу воды континентальных и морских водоемов и не способных противостоять переносу течениями.

Планозигота — подвижная *зигота*.

Планоспора — подвижная спора.

Плазмодий — вегетативное тело у Myxomycota и Plasmodophoromycota, представленное многоядерной, лишенной оболочки протоплазмой, обычно сетчатой структуры. П. может быть в виде пленок или выпуклым. Размеры его от нескольких мм^2 до 1 — 1,5 м^2. Образуется путем слияния многочисленных диплоидных *миксамёб* или путем разрастания одной миксамёбы. Способен к амебоидному передвижению с помощью псевдоподий. В вегетативном состоянии обладает отрицательным фототаксисом (передвигается в более темные места), положительным гидротаксисом (заползает в более сырые места) и положительным реотаксисом (способен двигаться навстречу слабому току воды). Зрелый П. превращается в структуры, образующие споры.

Плазмодиокарп — сидячее спороношение неправильной формы у некоторых Myxomycota. При его образовании *плазмодий* не претерпевает морфологических перестроек и лишь покрывается оболочкой (перидием).

Плектенхима — ложная ткань у грибов, возникающая в результате рыхлого или плотного сплетения *гиф* или их соединения. Различают два типа П.: параплектенхиму (на срезе выглядит как состоящая из клеток с более или менее равными сторонами) и прозоплектенхиму (клетки на срезе более или менее удлиненные).

Плеоморфизм — способность многих видов грибов образовывать разные спороносные структуры или какие-либо другие характерные образования (например, *склероции*), обычно внешне совершенно непохожие друг на друга (т.е. иметь разные стадии). П. особенно характерен для многих аскомицетов и ржавчинных грибов. Установить принадлежность разных форм одному виду иногда представляет большую трудность. Не следует путать с полиморфизмом — способностью одной и той же структуры иметь разный облик. Под П. понимают также наличие непохожих стадий в цикле развития водорослей.

Пневматоциста — см. Воздушный пузырь.

Подеций — вертикальная часть слоевища у некоторых *лишайников* (например, видов родов *Cladonia*, *Baeomyces*, *Stereocaulon*) в отличие от горизонтальной (*накипной* или *листоватой*) его части. В совокупности П. составляют так называемое вторичное слоевище. П. могут быть простыми или в той или иной мере разветвленными. Часто они заканчиваются воронковидными расширениями — сцифами (см. рис. 162, *Б*, *В*). На П. могут развиваться *апотеции*.

Покрывало — особый покров у некоторых *базидиом*, окружающий их в начале развития. Обычно П. бывает пленчатым, белым, плотным. Различают общее и частное П. Общее П. окружает всю базидиому от основания. При созревании базидиомы оно разрушается, а остатки его могут сохраняться в виде чашевидного влагалища (*вольвы*) у основания и хлопьев на шляпке. Частное П. соединяет край шляпки с ножкой в верхней ее части. После разрыва оно остается на ножке в виде кольца или пленки, иногда бывает паутинистым.

Полипланетизм — способность *зооспор* у некоторых Oomycota неоднократно инцистироваться, а затем выходить опять в виде подвижной стадии, П. характерен для видов рода *Saprolegnia*.

Полицентрическая форма — *таллом*, имеющий несколько центров, которые дают начало репродуктивным структурам (спорангию, *гаметангию*) или покоящимся спорам.

Полузакрытый митоз — митоз, при котором в ядерной оболочке образуются полярные отверстия либо ядерная оболочка фрагментируется.

Полярное тело веретена (ПТВ; Spindle Pole Body — SPB) — небольшая, электронно-плотная органелла у некоторых грибов, заменяющая центриоли.

Поршень — устройство у динофитов, имеющее вид полого цилиндрического выроста, с помощью которого пища подтягивается к *цитостому*.

Почкование — образование мелких выростов («почек») от родительских клеток у дрожжевидных форм. П. — типичный пример вегетативного размножения.

Пробазидия — часть *базидии*, в которой происходит кариогамия.

Прозоплектенхима (псевдопрозенхима) — *плектенхима*, в которой составляющие ее гифы идут параллельно друг другу, что обычно бывает легко различимо.

Промежуточный хозяин — представитель круга растений-хозяев у разнохозяинных ржавчинных грибов (см. Разнохозяинность), на котором могут образовываться только *пикнии* и *эции*.

Промицелий — *проростковая трубка*, выходящая из покоящейся споры (*устоспоры* головневых или *телиспоры* ржавчинных); соответствует *метабазидии*.

Пропагула (диаспора) — всякая единица, отделяющаяся от какого-либо организма и способная дать начало новому организму (например, *спора* гриба или *водоросли*, фрагмент *мицелия* гриба).

Проростковая трубка — структура, возникающая из прорастающей споры у большинства грибов. П.т. или развивается в *гифу*, или (у некоторых патогенных видов) дает начало специализированным инфекционным структурам.

Проталлий — см. Заросток.

Протоплазмодий — плазмодий некоторых Myxomycota, характеризующийся микроскопическими размерами и отсутствием циркулирующих токов протоплазмы; фактически представляет собой многоядерный амебоид. Характерен для порядка Liceales.

Прототуникатная сумка — *сумка* у примитивных Ascomycota, с тонкой, недифференцированной оболочкой. Она разрушается или лизируется, а *аскоспоры* высвобождаются пассивно.

Пряжка — небольшая клетка возле *септы* на *гифе* у многих Basidiomycota, причем только на дикариотичном мицелии (структуры типа П. встречаются и у немногих Ascomycota). П. играют существенную роль при передвижении ядер. П. часто формируются и при образовании *базидии* (в этом случае конец гифы с П., где развивается базидия, обычно трактуют как гомолог крючка у Ascomycota).

Псевдовакуоль — см. Газовая вакуоль.

Псевдокапиллиций — стерильные структуры в виде уплощенных нитей или пластинок, служащие для разрыхления споровой массы у Myxomycota. П. в отличие от настоящего *капиллиция* возникает не из специальных вакуолей, а представляет собой остатки стенок отдельных спорангиев, слившихся в *эталий*.

Псевдомицелий — цепочка из клеток у некоторых *дрожжей*, возникшая в результате почкования клеток, остающихся соединенными между собой. П. может ветвиться.

Псевдопарафизы (апикальные парафизы) — стерильные гифы, врастающие в полость плодового тела (*перитеция* или *псевдотеция*) сверху. В зрелых перитециях они обычно разрушаются. Характерны для основной части порядка Hypocreales, а также порядков Pleosporales и Melanommatales (в последнем их еще называют парафизоиды).

Псевдопаренхима — см. Параплектенхима.

Псевдоперитеций (псевдотеций) — *аскострома* с одной полостью внутри, напоминающая *перитеций*.

Псевдоплазмодий — скопление амёб, представляющее собой вегетативную фазу так называемых «клеточных слизевиков». От настоящих *плазмодиев* отличается тем, что амёбы не сливаются полностью, а сохраняют свою индивидуальность.

Псевдопрозенхима — см. Прозоплектенхима.

Псевдосклероций (ложный склероций) — *склероций*, в образование которого вовлекается субстрат, на котором развивается гриб (у фитопатоген-

ных грибов это видоизмененная ткань растения-хозяина, например в случае *Monilinia fructigena*). В литературе термин «П.» используется также для мелких склероциев, не дифференцированных на коровую и сердцевинную части.

Псевдотеций — см. Псевдоперитеций.

Пузула — у динофитовых более или менее ветвящаяся система трубочек (продолжение плазмалеммы), открывающаяся на переднем конце клетки.

Разнохозяинность — прохождение части жизненного цикла у многих ржавчинных грибов (например, *Puccunia graminis*) на одном круге хозяев, а части — на другом.

Раса — внутривидовая единица фитопатогенных грибов, отличающаяся от других Р. того же вида интенсивностью поражения определенных сортов растения-хозяина (так называемых сортов-дифференциаторов).

Ресупинатное плодовое тело — распростертая по субстрату *базидиома* некоторых афиллофороидных базидиомицетов, на свободной поверхности которой располагается *гименофор.*

Ретикулярный — сетчатый.

Рецептакул — 1) вегетативное тело у грибов, представителей порядка Laboulbeniales, а также стерильная часть плодового тела («ножка») у представителей порядка Phallales; 2) вздутый конец таллома у фукусовых водорослей, в котором расположены *скафидии* (*концептакулы*).

Ризина (рицина) — тяж из гиф у некоторых лишайников, образованный сердцевиной, проходящий через нижнюю кору (если она есть) и служащий для прикрепления к субстрату.

Ризоид — нитевидное образование у некоторых водорослей и грибов (у *лишайников* — специальная *гифа микобионта*), служащее для прикрепления к субстрату и поглощения из него воды и питательных веществ. Иногда Р. называют также лопасти присосок у крупных водорослей (напр., *Laminaria*) или погруженные в субстрат выросты у некоторых сифоновых водорослей (напр., *Acetabularia* или *Botrydium*).

Ризомицелий — тонкие нитевидные выросты, идущие от основной части таллома у некоторых примитивных грибов (особенно Chytridiomycota) и не имеющие собственных ядер.

Ризоморфа — крупный тяж из гиф, обычно хорошо дифференцированный на коровую и сердцевинную часть. Внешне напоминает корень высшего растения. Р. достигают иногда нескольких метров в длину. Служат для распространения гриба, проведения питательных веществ и отчасти сохранения при неблагоприятных условиях.

Ризопласт — жгутиковый корешок, состоящий из микрофибрилл, которые часто сокращаются.

Ризоподиальный тип структуры — см. Амебоидный тип структуры.

Ризоподии — длинные нитевидные, разветвленные, анастомозирующие цитоплазматические выросты, внутри которых содержатся микрофиламенты.

Ризостиль — жгутиковый корешок, состоящий из микротрубочек и связанных структур.

Римопортула — у некоторых диатомей трубка, проходящая через створку, внутренний конец которой сжат и образует двугубую структуру.

Рубиско — фермент рибулезо-1,5-бисфосфаткарбоксилазаоксигеназа, катализирующий первую темновую реакцию фотосинтеза.

Румпосома — комплексная структура, состоящая из связанных между собой трубочек, которая находится у заднего конца зооспоры видов рода *Monoblepharella* и некоторых других Chytridiomycetes.

Связующие гифы — обычно несептированные, извилистые, обильно ветвящиеся *вегетативные гифы* в *базидиомах* некоторых Basidiomycota. С.г. могут иметь разную толщину.

Секотиоидная базидиома — *базидиома* некоторых агарикоидных базидиомицетов, у которой отсутствует активное отбрасывание спор.

Септа — поперечная перегородка в *гифе*, развивающаяся от периферии к центру (центрипетально).

Сердцевина — 1) у лишайников центральная часть *гетеромерного* слоевища; в дорсовентральных плоских слоевищах — слой непосредственно под слоем *фотобионта*, в слоевищах с радиальным строением С. расположена к центру от слоя фотобионта; 2) у грибов — центральная, более рыхлая часть *склероция* или *ризоморфы*.

Сеть Гартига (Хартига) — см. Гартига сеть.

Синнема — 1) совокупность тесно сгруппированных между собой *гиф*; 2) см. Коремия.

Сифоновый (сифональный) **тип структуры** — вариант структуры зеленых и желтозеленых водорослей, *таллом* которых, иногда очень крупный (длиной до 8 м), сложно дифференцированный, обычно многоядерный, не разделен перегородками на отдельные клетки и формально представляет собой одну гигантскую клетку. В этом случае часто говорят о неклеточном строении.

Сифонокладовый (сифонокладиевый, сифонокладальный) **тип структуры** — вариант структуры зеленых водорослей, характеризующийся тем, что клетки их *талломов* (часто очень немногочисленные) содержат много ядер. Деления ядер и клеток происходят независимо друг от друга.

Скелетные гифы — толстостенные, обычно несептированные и неветвящиеся гифы в *базидиомах* некоторых Basidiomycota (ср.: *Связующие гифы*).

Склероций — структура у грибов, служащая для перенесения неблагоприятных условий. Образован плотным сплетением гиф. Часто С. дифференцирован на темный, особенно плотный внешний слой («кору»), где оболочки клеток гиф сильно утолщены, а внутреннее пространство может полностью исчезать, и более светлую центральную часть («сердцевину»). Размер С. от долей миллиметра до нескольких сантиметров (наиболее крупные — до 30 см в диаметре и массой до 20 кг). Различают настоящий С., образованный только гифами гриба, и ложный С. (*псевдосклероций*). У некоторых грибов образование С. закономерно входит в жизненный цикл (например, у *Claviceps purpurea*). Плазмодий слизевиков, одевающийся толстой оболочкой и переходящий в покоящееся состояние для перенесения неблагоприятных условий, также называют С.

Склероций ложный — см. Псевдосклероций.

Сколекоспора — длинная нитевидная или червеобразная спора (*аскоспора* или *конидия*). Некоторые С. могут распадаться на отдельные фрагменты.

Слизевики — общее (традиционное) название для Acrasiomycota, Myxomycota, Dictyosteliomycota и Plasmodiophoromycota. Раньше во многих систе-

мах С. фигурировали как определенный таксон (обычно отдел), но в настоящее время показана крайняя гетерогенность этой группы.

Слияние гаметангиев — см. Гаметангиев слияние.

Слоевище — см. Таллом (термин «С.» чаще используется для *лишайников*).

Совершенная стадия — см. Телеоморфа.

Соматическая несовместимость — см. Вегетативная несовместимость.

Соматогамия — половой процесс, заключающийся в слиянии (*плазмогамии*) вегетативных частей талломов (обычно *мицелиев*) без образования специальных половых органов.

Сораль — скопление *соредиев* на *слоевище лишайников* на определенных его участках, имеющее в каждом конкретном случае определенный облик.

Соредий — структура, предназначенная для вегетативного размножения *лишайников*. Представляет собой одну или несколько клеток *водоросли*, окруженных плотно перепутанными грибными *гифами*. С. образуются в слое водорослей в большом количестве и, прорывая кóровый слой, выходят на поверхность. Иногда образуют довольно правильной формы скопления — *сорали*, иногда же могут покрывать значительную часть поверхности слоевища.

Сорокарп — спороношение у Acrasiomycota и Dictyosteliomycota, в котором споры погружены в матрикс.

Сперматозоид — подвижная мужская *гамета* (очень широко встречается у водорослей, а у грибов — только в порядке Monoblepharidales из Chytridiomycota).

Спермаций — мужская половая клетка некоторых *водорослей* (например, красных) и грибов (например, ржавчинных), не имеющая жгутиков.

Специализированная форма — внутривидовая единица фитопатогенных грибов; С.ф. приурочены к определенному виду или близким видам растений-хозяев.

Спорангиеносец (спорангиофор) — специализированная гифа, несущая *спорангий*.

Спорангиоль (спорангиола) — небольшой спорангий, содержащий малое количество спор.

Спорангиоспора — неподвижная спора, образующаяся внутри спорангия.

Спорангиофор — см. Спорангиеносец.

Споридий — дрожжевидная клетка, образующаяся при почковании *базидиоспор* головневых грибов (практически только у представителей семейства Ustilaginaceae). Иногда термин С. применяется и для самих базидиоспор этих грибов.

Споpодохий — подушковидная структура из *гиф*, покрытая *конидиеносцами*. Может быть ярко окрашенным (как у конидиальной стадии *Nectria cinnabarina*).

Спорофит — бесполое поколение в жизненном цикле организмов со сменой поколений. Развивается из зиготы после полового процесса и чередуется с *гаметофитом*; имеет диплоидный набор хромосом. С. образует *спорангии*, в которых развиваются споры, что сопровождается мейозом.

Створка — часть панциря (эпитека или гипотека) у диатомей.

Стеригма — вырост *базидии*, на котором располагается *базидиоспора*.

Стигма — см. Глазок.

Стихобазидия — *базидия*, в которой оси веретена делящихся ядер располагаются параллельно продольной оси базидии (ср.: *Хиастобазидия*).

Стоматоциста (статоспора) — покоящаяся спора золотистых и синуровых водорослей.

Строма — компактная структура из гиф, внутри или на поверхности которой располагаются спороношения (половые или бесполые).

Строматолиты — карбонатные, иногда вторично окремнелые образования с разнообразной внутренней слоистостью; возникают в результате жизнедеятельности главным образом цианобактерий и бактерий.

Сублитораль — зона морского дна, соответствующая шельфу, или материковой отмели, до глубины 200 — 500 м, наиболее богатая жизнью зона моря. С. выделяют также в озерах.

Сулькус — продольная борозда или впячивание на брюшной стороне клетки динофлагеллат, в которой лежит продольный жгутик.

Сумка (аск) — мешковидная клетка у представителей Ascomycota, содержащая *аскоспоры* (обычно в определенном количестве; чаще всего их 8); образуется путем обособления аскоспор внутри материнской клетки С. обычно после кариогамии и мейоза.

Сумкоспора — см. Аскоспора.

Супралитораль (зона заплеска) — зона на границе моря и суши, лежащая выше литорали и не заливаемая водой во время прилива.

Сфероциста — группа округло-пузыревидных клеток в мякоти плодового тела у представителей порядка Russulales (Basidiomycota).

Сцинтиллоны — частицы, связанные с биолюминесценцией.

Сцитонемин — пигмент в чехле цианобактерий, не пропускающий УФ-лучи.

Таллическая конидия (таллоконидия, таллоспора) — *конидия*, развивающаяся из части *конидиогенной клетки* с использованием ее стенки; частный случай Т.к. — *артроконидия*.

Таллом (слоевище) — вегетативное тело всех прокариот, водорослей, грибов (включая лишайники) и *микоидов*. Отличается тем, что не дифференцировано на органы (стебель, лист, корень). Т. у грибов чаще всего представляет систему нитей (*гиф*). Термины «Т.» и «слоевище» используются как синонимы, но для водорослей чаще используется термин «Т.», для лишайников — «слоевище», а для грибов, Т. которых состоит из *гиф*, — «*мицелий*».

Таннины — группа фенольных соединений с молекулярной массой примерно от 500 до 3 000 Да, способных образовывать прочные связи с белками, полисахаридами и другими макромолекулами.

Тека — оболочка различной природы: у диатомовых — кремнеземный панцирь; у динофитовых — покров, состоящий из пластинок.

Текальная пластинка — часть целлюлозной теки динофитов.

Телейтоспора — см. Телиоспора.

Телеоморфа — половая стадия в жизненном цикле гриба (ср.: *Анаморфа*, *Голоморфа*).

Телий — спороношение у ржавчинных грибов, состоящее из *телиоспор*.

Телиобазидия — *базидия*, возникающая из покоящейся споры (*телиоспоры* или *устоспоры*) у головневых или ржавчинных грибов.

Телиоспора — толстостенная покоящаяся спора у ржавчинных и головневых грибов, в которой происходят кариогамия, а затем мейоз, после чего образуется *базидия*. У головневых грибов называется также *устоспора*.

Тельце Воронина — см. Воронина тельце.

Тетраполярный гетероталлизм — см. Двухфакторный гетероталлизм.

Тетраспора — одна из 4 спор, образующихся после мейоза в специальном *тетраспорангии* у многих красных и некоторых бурых водорослей (Dictyotales).

Тетраспорангий — у красных и некоторых бурых водорослей *мейоспорангий*, содержащий 4 споры.

Тетраспорофит — у красных водорослей особь, на которой формируются *тетраспорангии*.

Тилакоид — основной элемент фотосинтезирующей системы *хлоропластов*. Т. имеют вид уплощенных мешочков, в которых локализованы пигменты.

Трабекула — неполная поперечная перегородка у ульвофициевых.

Трама — стерильная ложная ткань в плодовых телах у многих Basidiomycota. У агарикоидных базидиомицетов с пластинчатым *гименофором* Т. — средний слой пластинки между слоями *гимения*.

Тримитическое плодовое тело — *базидиома*, состоящая из *генеративных*, *связующих* и *скелетных* гиф (ср.: *Мономитическое*, *Димитическое плодовое тело*).

Трихогина (рецепторная нить) — верхняя часть женского полового органа у многих красных водорослей, колеохетовых водорослей и у представителей Ascomycota. У *водорослей* Т. — это вырост *брюшка*, служит для улавливания мужских половых клеток, у грибов — отдельная клетка, первоначально многоядерная, через которую мужские ядра переходят в аскогон. Термин «Т.» используется и для *воспринимающих гиф* ржавчинных грибов.

Трихоспора — односпоровый спорангий некоторых Trichomycetes; имеет от одного до нескольких нитевидных придатков у основания.

Трихоциста — цитоплазматическая органелла, способная к «выстреливанию» при механическом или химическом раздражении.

Трофоциста — вздутая клетка в основании спорангиеносца у *Pilobolus* (Zygomycota).

Трубчатые нити — нити в сердцевине ламинариевых водорослей, ориентированные по длинной оси слоевища, состоящие из длинных и узких клеток, воронкообразно расширенных у поперечных перегородок.

Тяж мицелиальный — пучок из гиф, соединенных анастомозами. Т. может трактоваться и как хорошо развитая *синнема*, и как слабо развитая *ризоморфа*.

Узелок — внутреннее утолщение створки панциря диатомей.

Унитуникатная сумка — *сумка* с тонкой оболочкой, состоящей из двух слоев, не разделяющихся друг с другом при выбрасывании *аскоспор*. На вершине может иметь специальную структуру — *апикальный аппарат* (ср.: *Прототуникатная*, *Битуникатная*, *Леканоровые сумка*).

Урединий — спороношение ржавчинных грибов, состоящее из *урединиоспор*.

Урединиоспора (уредоспора) — спора у ржавчинных грибов, возникающая на дикариотичном мицелии и содержащая *дикарион*. У. прорастает в новый дикариотичный *мицелий*, который, в свою очередь, может давать У. Так может многократно повторяться в течение сезона.

Устоспора (головневая спора) — толстостенная покоящаяся спора у головневых грибов, возникающая по типу *хламидоспоры*. В ней происходит кариогамия, а затем мейоз, после чего образуется *базидия*. У. называют также *телиоспора* (по аналогии со ржавчинными грибами).

Утрикул — у некоторых ульвофициевых вздутый терминальный конец сифонной трубки.

Фагоцитоз — активное захватывание и поглощение клетками микроскопических инородных живых объектов и твердых частиц.

Факультативный паразит — сапротрофный организм, способный при некоторых условиях поражать другие живые организмы (ср.: *Некротрофный паразит*).

Фаллотоксины — токсичные циклопептиды некоторых шляпочных грибов.

Фанероплазмодий — *плазмодий* у некоторых Myxomycota (особенно видов порядка Physarales), довольно плотный, вееровидной формы и с хорошо развитой сетчатой структурой. В нем присутствуют система жилок, обеспечивающих ток цитоплазмы, а также защитный слизистый чехол. Ф. часто окрашен в различные оттенки красного, желтого, розового, коричневого и черного цветов.

Феофициновый танин — см. Фукозан.

Феромоны — биологически активные вещества, выделяемые организмами в окружающую среду и специфически влияющие на поведение и физиологическое состояние других особей того же или родственных видов. По химическому строению весьма разнообразны и не образуют однородную группу, активны в низких концентрациях.

Фиалида — *конидиогенная клетка*, открытая на конце и последовательно продуцирующая *конидии* без изменения своей формы. Конидии могут образовываться поодиночке, группироваться в головки или располагаться в цепочках.

Фиалоконидия (фиалоспора) — *конидия*, образующаяся на *фиалиде*.

Фиалоспора — см. Фиалоконидия.

Физоды — пузырьки с дубильными веществами в цитоплазме клеток бурых водорослей.

Фикобилины — водорастворимые пигменты криптомонад, глаукоцистофитовых, красных и синезеленых водорослей. По химической природе Ф. — белки из группы хромопротеидов, в состав небелковой части пигментов входят хромофоры билины — аналоги желчных кислот. Поглощают излучение в зеленой части спектра.

Фикобилипротеины — водорастворимые белки, входящие в состав *фикобилисом*.

Фикобилисомы — у цианобактерий, глаукоцистофитовых и красных водорослей полусферические или полудисковидные структуры на поверхности тилакоидов, содержащие фикобилиновые пигменты.

Фикобионт — устаревшее название *фотобионта*.

Фикоколлоид — полисахаридный коллоид, образуемый *водорослями*.

Фикома — покоящаяся *циста* в жизненном цикле некоторых празинофициевых водорослей, в клеточной стенке Ф. содержатся вещества типа спорополленина.

Фикопласт — совокупность микротрубочек, расположенных перпендикулярно оси веретена и параллельно плоскости деления клетки.

Фикоцианин — сине-зеленый фикобилиновый пигмент цианобактерий, глаукоцистофитовых, криптофитовых и красных водорослей.

Фикоэритрин — красный фикобилиновый пигмент, встречающийся у цианобактерий, глаукоцистофитовых, криптофитовых и красных водорослей.

Филоподия — тонкое подвижное образование, напоминающее щупальце, способное быстро втягиваться внутрь клетки. Внутри Ф. проходит ось из микрофибрилл.

Фисситуникатная сумка — см. Леканоровая сумка.

Фиталь — верхняя, хорошо освещенная часть сублиторали (глубина до 30—50 м).

Фитопланктон — совокупность свободноплавающих в толще воды преимущественно микроскопических фотосинтезирующих и производных от них организмов.

Фитохром — голубой пигмент из группы сложных белков — хромопротеидов. Хромофорная группа Ф. относится к билинам.

Флоридозид — первичный продукт фотосинтеза красных водорослей.

Фонтанный тип строения — см. Многоосевой тип строения.

Форамен — противоположное незамкнутое отверстие ареолы.

Фотобионт — фотосинтезирующий компонент *лишайника*.

Фоторецепторный аппарат — комплекс из глазка и фоторецептора. Фоторецептор, содержащий светочувствительный пигмент, расположен во вздутии около основания жгутика или в специальной зоне плазмалеммы.

Фототаксис — движение к источнику света (положительный фототаксис) или от него (отрицательный фототаксис).

Фрагментация — разделение *таллома* на отдельные фрагменты, каждый из которых способен давать начало новому организму. Ф. иногда рассматривается как промежуточный вариант между вегетативным и бесполым размножением.

Фрагмобазидия — *базидия*, разделенная поперечными или продольными перегородками (ср.: *Холобазидия*).

Фрагмопласт — совокупность микротрубочек, ориентированных параллельно оси веретена деления ядра.

Фукозан (феофициновый таннин) — полисахарид бурых водорослей, при гидролизе которого образуется фукоза. Для Ф. характерно красное окрашивание с ванилингидрохлоридом.

Фукоидин — полисахарид клеточной стенки и слизи бурых водорослей, состоящий из сульфатированных остатков фукозы.

Фукоксантин — желтый пигмент многих Ochrophyta из группы *каротиноидов*. Сопровождающий пигмент при фотосинтезе, передает поглощенную энергию света на хлорофилл.

Фултопортула — трубки, идущие в створке, окруженные 2—5 камерами или сопутствующими порами, изолированными изогнутыми опорами.

Хартига сеть — см. Гартига сеть.

Хемотаксис — движение организмов в ответ на градиент концентрации химических веществ. Положительный Х. — движение к высоким концентрациям, отрицательный — от высоких концентраций.

Хиастобазидия — *базидия*, в которой оси веретен ядерных делений ориентированы перпендикулярно ее продольной оси (ср.: *Стихобазидия*).

Хитин — линейный полисахарид, состоящий из остатков N-ацетил-D-глюкозамина, соединенных β-1,4-гликозидными связями.

Хитосома — пузырек в цитоплазме, содержащий хитинсинтетазу — фермент, участвующий в синтезе *хитина* у грибов. Считается, что Х. участвуют в росте конца *гифы.*

Хламидоспора — спора грибов, образующаяся в результате обособления части ранее существовавшего *мицелия*, которая одевается толстой оболочкой и предназначена, прежде всего, для перенесения неблагоприятных условий. Впоследствии мицелий разрушается, а Х. сохраняются и прорастают при благоприятных условиях. Имеют различную форму; Х. неправильно-звездчатой формы иногда называют *геммы.* Прорастают обычно мицелием. Частным случаем Х. иногда считают *устоспоры* головневых грибов.

Хлоропласт (хроматофор) — внутриклеточный органоид растений и водорослей, в котором осуществляется фотосинтез.

Хлоропластная эндоплазматическая сеть — одна или две мембраны, окружающие мембраны *хлоропласта*, обязательный компонент хлоропластов многих групп *водорослей.*

Холобазидия (голобазидия) — *базидия*, состоящая из одной клетки и не разделенная перегородками (ср.: *Фрагмобазидия*).

Хологамия — см. Гологамия.

Холокарпные (голокарпные) **формы** — формы, у которых весь таллом идет на образование спороношения или во всяком случае прекращает существование после образования спороношения (ср.: *Эукарпные формы*).

Холоморфа — см. Голоморфа.

Хризоламинарин (лейкозин, ламинарин) — запасной полисахарид, состоящий в основном из β-1,3-связанных остатков глюкозы.

Хроматическая адаптация — изменение соотношения различных фотосинтетических пигментов в зависимости от условий обитания.

Хроматофор — см. Хлоропласт.

«Цветение» воды — массовое развитие в водоеме микроскопических планктонных водорослей, обычно относящихся к какому-либо одному виду и вытесняющих другие виды. Толща воды при этом окрашивается в цвет, соответствующий окраске самой водоросли (сине-зеленый, зеленый, ярко-зеленый, желтый, коричневатый или красноватый). «Ц.» в. может вызываться, в частности, токсичными видами.

Целлюлиновые гранулы — отчетливые шаровидные структуры у представителей порядка Leptomitales, состоящие главным образом из хитина.

Целомицеты — *дейтеромицеты*, образующие *конидии* в *пикнидах* или *ложах.*

Ценобий (у водорослей) — особая форма колоний *водорослей*, в которой все клетки объединяются с самого начала (т.е. принадлежат одному поколению). Рост Ц. происходит только за счет увеличения размеров клеток, но не их числа.

Ценоцит — большая многоядерная клетка без перегородок. Перегородки появляются для отделения репродуктивных органов и поврежденных участков.

Ценоцитный (неклеточный) **мицелий** — *мицелий*, не разделенный перегородками (*септами*).

Центральнонитчатый тип строения — см. Одноосевой тип строения.

Центрин — сократительный белок, входящий в поперечно исчерченную структуру, например ризопласт.

Центрический митоз — митоз с центриолями.

Цефалодий — особое образование на *слоевищах* некоторых видов *лишайников* в виде выростов различной формы. Они содержат внутри синезеленые водоросли, тогда как в самих слоевищах этих лишайников *фотобионтами* являются зеленые водоросли. За счет этого обеспечивается фиксация атмосферного азота и соответственно снабжение им слоевища. Функционально аналогичные структуры могут располагаться и внутри слоевища, будучи внешне не заметны (внутренние Ц.).

Цианофицированные гранулы — гранулы запасных полипептидов у цианобактерий.

Цингулум, цингулюм — см. Поясок.

Циста — временная форма существования многих одноклеточных и колониальных организмов, характеризующаяся наличием защитной оболочки.

Цистида (цистидий) — один из стерильных элементов в *гимении* многих Basidiomycota. Обычно Ц. крупнее других элементов гимения. Считается, что основная задача Ц. — препятствовать смыканию структур гименофора, особенно тонких и гибких пластинок (например, как у *Pluteus cervinus*).

Цистокарп — у красных водорослей споровместилище, в котором находится диплоидный *гонимокарп*, с оболочкой, образованной за счет деления гаплоидных клеток *гаметофита*.

Цитокинез (цитотомия) — разделение в телофазе митоза или мейоза тела материнской клетки на две дочерние.

Цитостом (клеточный рот) — отверстие в клетке, использующееся для переваривания пищевых частиц.

Цитотомия — см. Цитокинез.

Частное покрывало — см. Покрывало.

Чехол — состоящее из специфических полисахаридов образование, расположенное поверх оболочки у бурых, красных, зеленых и синезеленых водорослей.

Чешуйка — органический или неорганический элемент клеточной поверхности различной геометрии. Ч. либо одиночные, либо собраны в панцирь вокруг клетки.

Шельф (неритовая зона) — область моря от берега до конца материковой отмели (обычно соответствует глубине 200 м).

Шляпочные грибы — обиходное название для агарикоидных базидиомицетов; иногда термин «Ш. г.» распространяется на все грибы с плодовыми телами, дифференцированными на шляпку и ножку (например, сморчковые грибы из Ascomycota, виды рода *Polyporus* из афиллофороидных базидиомицетов, некоторые *гастероидные базидиомицеты*).

Шов — у диатомей короткая или длинная щель или две щели (ветви шва), прорезывающие стенку створки и идущие вдоль створки от ее концов к середине.

Щетинка — особый толстостенный вырост *гиф*, развивающийся между *базидиями* у представителей семейства Hymenochaetaceae (Basidiomycetes) и выступающий из общего гимениального слоя.

Эвригалинный организм — организм, способный существовать при широких диапазонах солености воды.

Эвритермный организм — организм, способный существовать при больших колебаниях температуры среды.

Эвтрофный водоем — водоем с высоким уровнем первичной продукции.

Экзоспоры — споры, которые формируются как вырост протопласта на вершине клетки.

Экзотуника — внешний слой стенки *сумки* у Ascomycota.

Экзохитон — наружная стенка оогония у фукусовых.

Эксципул — внешний слой *апотеция.*

Эктомикориза — *микориза*, у которой грибные *гифы* образуют чехлы на корнях растения и проникают в межклетники коры, но не в сами клетки (могут находиться там только временно и затем перевариваются клетками).

Эндомикориза — *микориза*, у которой грибные *гифы* закономерно проникают в клетки растения, а чехол из гиф на поверхности корня обычно не образуется. Частный случай Э. — *везикулярно-арбускулярные микоризы.*

Эндотуника — внутренний слой стенки *сумки* у Ascomycota.

Эндофит — гриб или *водоросль*, растущие в тканях растения-хозяина без каких-либо внешних проявлений патологии.

Эндохитон — внутренняя стенка *оогония* у фукусовых.

Эпибазидия — верхняя часть *гетеробазидии*, вырастающая в ходе ее развития как «надстройка» над *гипобазидией.*

Эпивальва — створка эпитеки.

Эпиконе — часть клетки выше пояска у динофитов.

Эпиксильные организмы — организмы, обитающие на обнаженной (естественным путем или обработанной) древесине. Термин применяется обычно к *лишайникам.*

Эпиплазма — часть цитоплазмы *сумки* у Ascomycota, остающаяся за пределами стенок *аскоспор.*

Эпитеций — слой над вершинами *сумок* в *гимении апотециев* Ascomycota, образованный смыкающимися между собой верхушками *парафиз.*

Эпифиты — организмы, поселяющиеся на других организмах и получающие питательные вещества из окружающей среды, а не от хозяина.

Эпицингулум, эпицингулюм — поясковый ободок *эпитеки.*

Эрготизм — отравление человека или животных при попадании в пищу *склероциев* гриба *Claviceps purpurea* (Ascomycota).

Эталий — спороносная структура у некоторых Myxomycota, образующаяся в результате слияния в ходе развития отдельных спорангиев (спорокарпов); обычно округлой или подушковидной формы; у некоторых видов (особенно *Fuligo* spp.) Э. могут достигать достаточно больших размеров (до 0,5 м). Внутри Э. образуется общая полость со спорами и *псевдокапиллицием.*

Эукарпные формы — формы, у которых репродуктивные структуры развиваются на отдельных частях таллома, а остальная (вегетативная) часть его продолжает жить дальше (ср.: *Холокарпные формы*).

Эцидий — см. Эций.

Эцидиоспора — см. Эциоспора.

Эций — структура, образуемая ржавчинными грибами на пораженных тканях растения-хозяина; в Э. образующиеся цепочки *эциоспор* чередуются с бес-

плодными клетками-дизъюнкторами; Э. может быть окружен покровом (перидием), в который превращаются крайние цепочки эциоспор, или же перидий отсутствует.

Эциоспора (эцидиоспора) — спора ржавчинных грибов, образующаяся в *эции*, содержит *дикарион*.

Ядерная шапочка («ядерный колпачок») — характерная компактная структура у подвижных клеток некоторых Chytridiomycota (например, в порядке Blastocladiales); состоит из тесно сближенных рибосом. Я. ш. примыкает к ядру со стороны, противоположной жгутику, или же полностью окружает ядро.

Яйцеклетка — женская неподвижная половая клетка при оогамном половом процессе.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие 3

ИМПЕРИЯ РИЗАРИА — RHIZARIA

Царство церкозоа — Cercozoa 4
Отдел хлорарахниофитовые водоросли (хлорарахниофиты) — Chlorarachniophyta 4
Отдел плазмодиофоровые — Plasmodiophoromycota (Plasmodiophorida) 8

ИМПЕРИЯ ХРОМАЛЬВЕОЛЯТЫ — CHROMALVEOLATA

Отдел криптофитовые водоросли (криптофиты, криптомонады) — Cryptophyta 12
Отдел примнезиофитовые водоросли (примнезиофиты, гаптофиты, гаптофитовые водоросли) — Prymnesiophyta (Haptophyta) 22
Класс павловофициевые — Pavlovophyceae 30
Класс примнезиофициевые — Prymnesiophyceae 30
Порядок феоцистовые — Phaeocystales 31
Порядок примнезиевые — Prymnesiales 31
Порядок изохризидовые — Isochrysidales 33
Порядок кокколитовые (кокколитофориды) — Coccolithales (Coccolithophorales) 34
Царство страминопилы — Straminopila 35
Отдел оомикота — Oomycota 36
Класс гифохитриомицеты — Hyphochytriomycetes (Hyphochytrida) 36
Класс оомицеты — Oomycetes 37
Порядок сапролегниевые — Saprolegniales 37
Порядок лептомитовые — Leptomitales 40
Порядок рипидиевые — Rhipidiales 41
Порядок пероноспоровые — Peronosporales 41
Отдел лабиринтуловые — Labyrinthulomycota 46
Класс сетчатые слизевики (лабиринтуловые) — Labyrinthulomycetes (Labyrinthulida) 47
Класс траустохитриевые — Thraustochytriomycetes (Thraustochytrida) 49
Класс апланохитриевые — Aplanochytriomycetes 50
Отдел охрофитовые водоросли (охрофиты) — Ochrophyta 50
Класс эвстигматофициевые (эвстигмовые) водоросли — Eustigmatophyceae ... 56
Класс золотистые водоросли (в узком смысле) — Chrysophyceae (s. str.) 59
Порядок охромонадовые — Ochromonadales 64
Порядок хромулиновые — Chromulinales 65
Порядок гиббердиевые — Hibberdiales 66

Порядок гидрурусовые — Hydrurales 66
Класс синурофициевые (синуровые) водоросли — Synurophyceae 66
Класс пелагофициевые водоросли — Pelagophyceae 70
Класс пединеллофициевые водоросли — Pedinellophyceae 73
Класс диктиохофициевые водоросли (силикофлагеллаты) — Dictyochophyceae (s. str.) 75
Класс болидофициевые водоросли — Bolidophyceae 78
Класс диатомовые (бациллариофициевые) водоросли — Diatomophyceae (Bacillariophyceae) 79
Порядки, традиционно относимые к центрическим диатомеям 91
Порядок талассиозировые — Thalassiosirales 91
Порядок косцинодисковые — Coscinodiscales 91
Порядок мелозировые — Melosirales 92
Порядок хетоцеротовые — Chaetocerotales 93
Порядки, традиционно относимые к пеннатным диатомеям 93
Порядок фрагилариевые — Fragilariales 93
Порядок табелляриевые — Tabellariales 94
Порядок ахнантовые — Achnanthales 95
Порядок цимбелловые — Cymbellales 95
Порядок навикуловые — Naviculales 96
Порядок бацилляриевые — Bacillariales 97
Порядок сурирелловые — Surirellales 98
Класс пингвофициевые водоросли — Pinguiophyceae 98
Класс феотамниофициевые водоросли — Phaeothamniophyceae 99
Класс трибофициевые (желтозеленые) водоросли — Tribophyceae (Xanthophyceae) 100
Порядок хлорамёбовые — Chloramoebales 105
Порядок ризохлоридовые — Rhizochloridales 105
Порядок гетероглеевые — Heterogloeales 106
Порядок мисхококковые — Mischococcales 106
Порядок трибонемовые — Tribonematales 107
Порядок ботридиевые — Botrydiales 107
Порядок вошериевые — Vaucheriales 109
Класс рафидофициевые водоросли (хлоромонады) — Raphidophyceae (Chloromonadophyceae) 110
Класс фукофициевые (бурые) водоросли — Fucophyceae (Phaeophyceae) 115
Порядок сфацеляриевые — Sphacelariales 125
Порядок диктиотовые — Dictyotales 125
Порядок десмарестиевые — Desmarestiales 128
Порядок фукусовые — Fucales 129
Порядок ламинариевые — Laminariales 132
Порядок эктокарповые (в широком смысле) — Ectocarpales (s. l.) 136
Царство альвеолобионты — Alveolates 138
Отдел динофитовые водоросли (динофиты, динофлагеллаты, перидинеи) — Dinophyta 140
Класс синдиниофициевые — Syndiniophyceae 159
Порядок синдиниевые — Syndiniales 159
Класс динофициевые — Dynophyceae 159
Порядок пророцентровые — Prorocentrales 159
Порядок динофизидиевые — Dinophysidiales 159
Порядок гониаулаксовые — Gonyaulacales 160
Порядок перидиниевые — Peridiniales 161
Порядок гимнодиниевые — Gymnodiniales 161

Класс бластодиниефициевые — Blastodiniphyceae ... 161
Порядок бластодиниевые — Blastodiniales ... 161
Класс ноктилукофициевые — Noctiluciphyceae ... 162

ИМПЕРИЯ РАСТЕНИЯ — PLANTAE

Отдел глаукоцистофиты (глаукофиты) — Glaucocystophyta (Glaucophyta) ... 163
Отдел красные водоросли, или багрянки (в широком смысле), — Rhodophyta (s. l.) ... 167
Класс цианидиофициевые водоросли — Cyanidiophyceae ... 180
Порядок цианидиевые — Cyanidiales ... 180
Класс роделлофициевые водоросли — Rhodellophyceae ... 181
Порядок порфиридиевые (в узком смысле) — Porphyridiales (s. str.) ... 181
Класс компсопогонофициевые водоросли — Compsopogonophyceae ... 181
Порядок родохетовые — Rhodochaetales ... 182
Порядок эритропелтиевые — Erythropeltidales ... 183
Порядок компсопогоновые — Compsopogonales ... 183
Класс бангиофициевые водоросли — Bangiophyceae ... 183
Класс родимениофициевые (флоридеи) водоросли — Rhodymeniophyceae (Florideophyceae) ... 186
Подкласс гильденбрандиевые — Hildenbrandiophycidae ... 186
Порядок гильденбрандиевые — Hildenbrandiales ... 186
Подкласс немалиофицидовые — Nemaliophycidae ... 186
Порядок кораллиновые — Corallinales ... 187
Порядок батрахоспермовые — Batrachospermales ... 188
Порядок тореевые — Thoreales ... 190
Порядок немалиевые — Nemaliales ... 190
Порядок акрохетиевые — Acrochaetiales ... 192
Порядок пальмариевые — Palmariales ... 194
Подкласс анфельциевые — Ahnfeltiophycidae ... 195
Порядок анфельциевые — Ahnfeltiales ... 195
Подкласс родимениофицидовые — Rhodymeniophycidae ... 196
Порядок гелидиевые — Gelidiales ... 196
Порядок боннемезониевые — Bonnemaisoniales ... 197
Порядок грациляриевые — Gracilariales ... 197
Порядок гигартиновые — Gigartinales ... 199
Порядок родимениевые — Rhodymeniales ... 200
Порядок плокамиевые — Plocamiales ... 201
Порядок церамиевые — Ceramiales ... 201
Царство зеленые растения — Viridiplantae ... 203
Зеленые водоросли (в широком смысле) ... 204
Отдел зеленые водоросли — Chlorophyta (s. str.) ... 213
Класс празинофициевые (микромонадофициевые) водоросли — Prasinophyceae (Micromonadophyceae) ... 213
Порядок пирамимонадовые — Pyramimonadales ... 217
Порядок хлородендровые — Chlorodendrales ... 218
Класс ульвофициевые водоросли — Ulvophyceae ... 219
Порядок улотриксовые (кодиоловые) — Ulotrichales (Codiolales) ... 221
Порядок ульвовые — Ulvales ... 223
Порядок трентеполиевые — Trentepohliales ... 225
Порядок кладофоровые (сифонокладовые) — Cladophorales (Siphonocladales) ... 228

Порядок дазикладиевые — Dasycladales ... 230
Порядок каулерповые (сифоновые, бриопсидовые) — Caulerpales (Siphonales, Bryopsidales) ... 231
Класс требуксиофициевые (требуксиевые) водоросли — Trebouxiophyceae ... 234
Порядок хлорелловые — Chlorellales ... 236
Порядок требуксиевые — Trebouxiales ... 237
Порядок микротамниевые — Microthamniales ... 237
Порядок празиоловые — Prasiolales ... 237
Класс хлорофициевые, или зеленые водоросли, — Chlorophyceae ... 238
Порядок хетопелтиевые — Chaetopeltidales ... 240
Порядки сфероплеевые — Sphaeropleales ... 240
Порядок хламидомонадовые (в широком смысле) — Chlamydomonadales (s.l.) ... 244
Порядок хетофоровые — Chaetophorales ... 250
Порядок эдогониевые — Oedogoniales ... 252
Отдел харофитовые (харофиты) — Charophyta ... 255
Класс мезостигмофициевые водоросли — Mesostigmatophyceae ... 256
Класс хлорокибофициевые водоросли — Chlorokybophyceae ... 257
Класс клебсормидиофициевые водоросли — Klebsormidiophyceae ... 258
Класс зигнемофициевые (конъюгаты) водоросли — Zygnematophyceae ... 260
Порядок зигнемовые — Zygnematales ... 260
Порядок десмидиевые — Desmidiales ... 263
Класс колеохетофициевые водоросли — Coleochaetophyceae ... 265
Класс харофициевые водоросли — Charophyceae ... 268

Словарь основных терминов ... 275

Учебное издание

Тарасов Константин Львович,
Белякова Галина Алексеевна,
Дьяков Юрий Таричанович

БОТАНИКА

В 4 томах

Том 2

Водоросли и грибы

Учебник

Редактор *М.А. Есакова*
Технический редактор *Е.Ф. Коржуева*
Компьютерная верстка: *Л.А. Смирнова*
Корректоры *В.А. Жилкина*, *Г.Н. Петрова*

Изд. № 101109703. Подписано в печать 28.07.2006. Формат 70×100/16.
Гарнитура «Таймс». Бумага офсетная № 1. Печать офсетная. Усл. печ. л. 26,0.
Тираж 3 000 экз. Заказ № 745.

Издательский центр «Академия». www.academia-moscow.ru
Санитарно-эпидемиологическое заключение № 77.99.02.953.Д.004796.07.04 от 20.07.2004.
117342, Москва, ул. Бутлерова, 17-Б, к. 360. Тел./факс: (495)330-1092, 334-8337.

Отпечатано с электронных носителей издательства.
ОАО "Тверской полиграфический комбинат", 170024, г. Тверь, пр-т Ленина, 5.
Телефон: (4822) 44-52-03, 44-50-34, Телефон/факс (4822) 44-42-15
Home page - www.tverpk.ru Электронная почта (E-mail) - sales@tverpk.ru

